ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

VORMALS „REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE“

ТОМ XVI ВЫП. 1
BAND XVI HEFT 1

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ • БИОМЕДГИЗ • МОСКВА • 1937

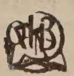
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
BEGRÜNDET VON AKAD. A. N. SEWERZOW

ТОМ XVI
ВЫПУСК 1



УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР
ГОСУД. ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ (БИОМЕДГИЗ)
МОСКВА—1937

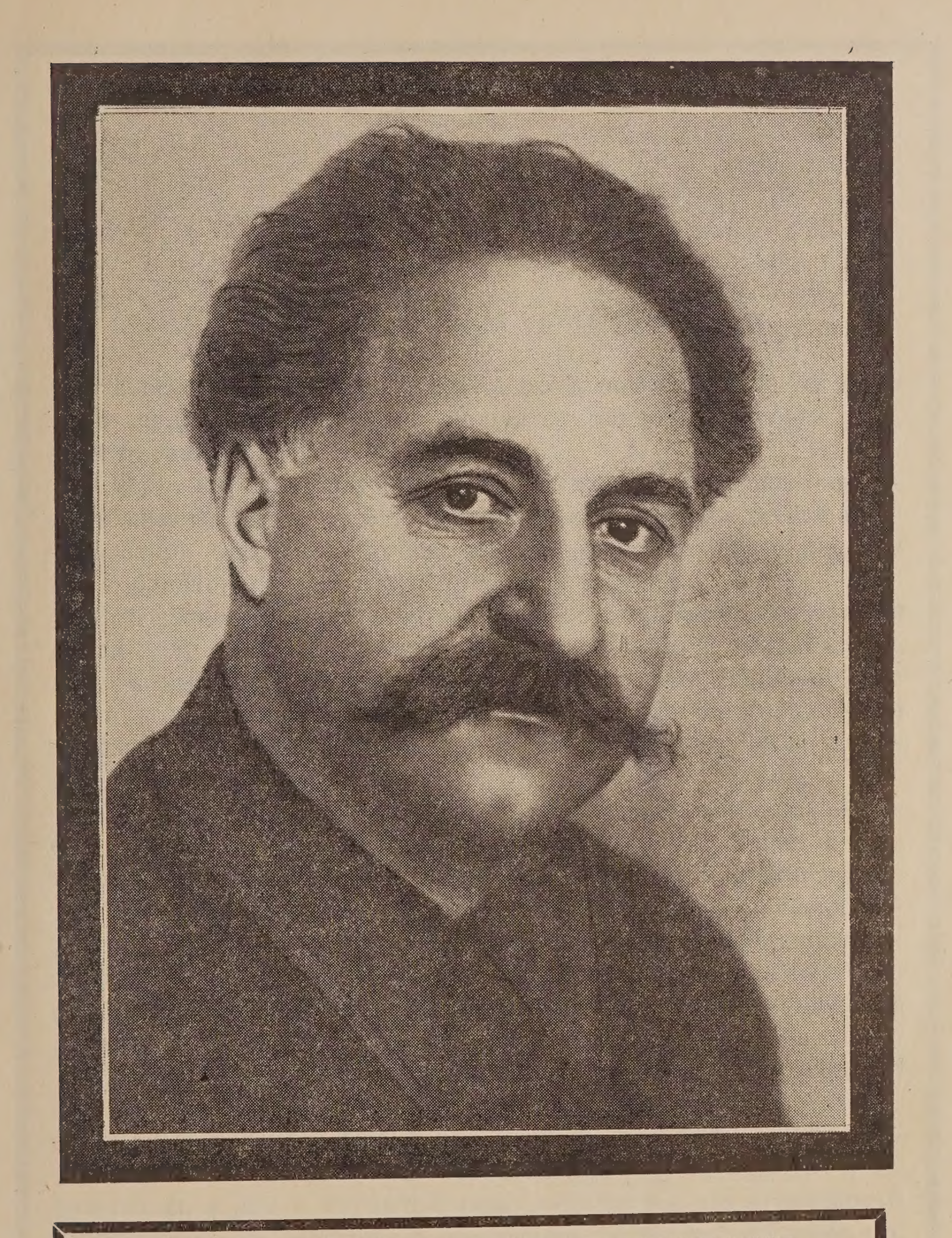
Ответственная **редакция: А. М. Быховская и Л. Б. Левинсон**

Сдан в производство 4/I 1937 г. Тех. редактор Е. Болдырева
Подписан к печати 3/III 1937 г. Выпускающий М. В. Аксенфельд

Уполномоченный Главлита Б—11397. Биомедгиз № 65. 12 п. л. 18 авт. л.

Емк. л. 60 000 Заказ № 489 Тираж 18[illegible]0

15-я тип. Огиза РСФСР треста «Полиграфкнига», Москва, М. Дмитровка, 18.



ПРАВИТЕЛЬСТВЕННОЕ СООБЩЕНИЕ

18 февраля в 17 часов 30 минут в Москве, у себя на квартире в Кремле, от паралича сердца скоропостижно скончался Народный Комиссар Тяжелой Промышленности, член Политбюро Центрального Комитета ВКП (большевиков) товарищ ***Григорий Константинович***

ОРДЖОНИКИДЗЕ

ПАМЯТИ ТОВАРИЩА ОРДЖОНИКИДЗЕ

Наша партия понесла тяжелую потерю: 18 февраля от паралича сердца скоропостижно скончался товарищ Григорий Константинович ОРДЖОНИКИДЗЕ.

Смерть вырвала из наших рядов выдающегося руководителя, неутомимого борца за дело партии, боевого руководителя и организатора блестящих побед социалистической индустрии, нашего близкого и любимого товарища и друга.

Всю свою светлую жизнь товарищ Орджоникидзе без остатка отдал делу рабочего класса, делу освобождения человечества, делу коммунизма. Еще в юные годы товарищ Орджоникидзе встал под великое знамя Ленина и с тех пор до конца своей жизни честно и преданно нес это знамя в руках, борясь на самых передовых позициях.

Его жизнь была неразрывно связана с революционной борьбой рабочих и крестьян против царского самодержавия и буржуазно-помещичьего гнета, с борьбой за победу Великой пролетарской революции в СССР, с организацией разгрома белогвардейских армий и иностранных интервентов, с победоносным строительством социализма. И всюду, где протекала его кипучая революционная деятельность, она приносила с собой победу за победой.

Товарищ Орджоникидзе представлял образец большевика, не знавшего страха и препятствий в достижении великих целей, поставленных партией. Пламенная энергия, настойчивость и прямота, таланты выдающегося организатора и руководителя масс сочетались в нем с изумительными качествами той сердечности и товарищеской простоты в отношениях к людям, которые так хорошо известны всем, лично знавшим товарища Серго, и которыми отличается настоящий большевик-ленинец.

Последние семь лет товарищ Орджоникидзе стоял во главе тяжелой промышленности СССР. С его именем связаны величайшие победы социалистической экономики. С его помощью партия разрешила труднейшую задачу построения в нашей стране могучей передовой тяжелой индустрии, перевооружившей сельское хозяйство, транспорт и оборону. Во главе многомиллионной

армии работников тяжелой индустрии товарищ Орджоникидзе брал приступом одну за другой труднейшие крепости на фронте борьбы за построение и овладение новой техникой. Он любовно выращивал кадры талантливых деятелей тяжелой индустрии, до конца преданных делу социализма, сплоченных вокруг большевистской партии.

И вот теперь тебя, дорогой товарищ Серго, нет с нами. Тяжесть этой утраты неизгладима. Ее с болью будут переживать все трудящиеся нашей страны. Мы потеряли тебя в момент, когда наша страна достигла торжества социализма. В этих победах, завоеванных нами путем великой борьбы, большая доля твоих трудов, твоей энергии, твоей безграничной преданности коммунизму.

Прощай дорогой друг и товарищ Серго!

И. СТАЛИН
В. МОЛОТОВ
Л. КАГАНОВИЧ
К. ВОРОШИЛОВ
В. ЧУБАРЬ
А. МИКОЯН
С. КОСИОР
Г. ПЕТРОВСКИЙ
Р. ЭЙХЕ
Я. РУДЗУТАК
М. КАЛИНИН
А. ЖДАНОВ
П. ПОСТЫШЕВ
А. АНДРЕЕВ
Н. ЕЖОВ
И. АКУЛОВ
В. МЕЖЛАУК
Н. АНТИПОВ
М. ШКИРЯТОВ
Я. ЯКОВЛЕВ

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ ПРИСПОСОБЛЯЕМОСТИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ ПРОДУКТИВНОСТИ

С. Н. Скадовский[1]

Из Института зоологии МГУ

Задача повышения биологической производительности водоемов и задача преобразования их фауны теснейшим образом между собой связаны. Не всякая биопродукция водоема является хозяйственно ценной, и не всякая рыбная продукция водоема является единственно возможной и лучшей формой рыбной продукции вообще. С этой точки зрения разработка проблемы продуктивности только на основе изучения динамики органогенных элементов в водоеме и пищевых взаимоотношений организма является недостаточной. Удовлетворительное решение важнейших, сюда относящихся вопросов возможно лишь путем более тщательного и разностороннего изучения экологии и физиологии водных организмов. Интенсивность роста и накопление органического вещества в теле рыбы или другого водного животного зависят не только от пищи и особенностей ее распределения в водоеме, но и от ряда условий неорганической среды. Современные данные о том, каким образом и в какой степени физические и физико-химические факторы водной среды влияют на основные физиологические процессы водных животных, еще очень недостаточны. Учение о факторах внешней среды в гидробиологии имеет слабую физиологическую основу. Пути теоретической работы слабо намечены, и знаний в этой области явно нехватает для правильного решения многих поставленных жизнью задач, несмотря на то, что благодаря успехам физико-химической биологии фактический материал вырос за последние 2—3 десятилетия весьма значительно.

Несоответствие это, по моему представлению, объясняется главным образом тем, что при постановке экспериментальных работ больше внимания уделялось среде, чем организму. Внешняя сторона био-физико-химического эксперимента превалировала над физиологической. Реакция организма как целого изучалась не с физиологической, а преимущественно с физико-химической стороны, и притом преимущественно на механистической основе. При решении вопроса о повышении производительности водоемов для эколого-физиологической характеристики вида важно не столько установить границы выживаемости особей данного вида относительно разных факторов среды, сколько выяснить вопрос о характере его физиологической приспособляемости. Вопрос о регуляции и приспособляемости

[1] Печатается в порядке обсуждения.

обмена к изменениям внешней среды является, несомненно, центральным в этой проблеме.

Можно вполне согласиться с Э. Бауэром, что „закономерное в приспособляемости состоит... не в том, что каждому изменению состояния окружающей среды соответствует определенное изменение в состоянии живых систем, а в том, что в известных пределах все эти изменения состояния живой системы приводят к сохранению того же самого характерного состояния". Физико-химические изменения внешней среды достаточно определенной степени интенсивности производят в организме изменения, направленные в сторону равновесия с окружающей средой. Ответная реакция организма, согласно «принципу устойчивости неравновесия» Бауэра, состоит в осуществлении работы, направленной против равновесия, которое должно было бы наступить в данных условиях.

Существенно важным с точки зрения интересующей нас проблемы является то, что возбуждение организма, вызванное изменениями во внешней среде, сопровождается усиленной тратой энергии. Если это так, а это, повидимому, в основном не подлежит сомнению, то сейчас возникает ряд вопросов. Насколько значительна и продолжительна трата энергии в зависимости от внутренних и внешних условий и как отражается эта трата на приросте органической массы? Насколько длителен переход от одного устойчивого состояния организма (steady state Гилла) к другому? Какие „динамические устойчивые состояния" организма вообще возможны при разных физико-химических условиях среды и насколько отличаются друг от друга эти состояния по количеству энергии, затраченной на их поддержание? Согласно современным воззрениям, энергетический и пластический обмены теснейшим образом связаны между собой. Процессы, доставляющие энергию организму, не могут протекать независимо от строения и состояния живого вещества. С другой стороны, пищевые и клеточные вещества взаимно превращаются друг в друга. Поэтому с точки зрения общего энергетического баланса процессов мы можем не слишком разграничивать их, и, говоря о накоплении органического вещества в теле животного, иметь в виду не только собственно ассимиляцию и синтез живого вещества, но также и накопление резервных материалов (гликоген, жир и т. п.). Поэтому можно себе представить, что при одном и том же общем энергетическом фонде (масса живого вещества+резервные вещества) количество пищи, непосредственно использованной на прирост органической массы за данный отрезок времени, будет тем меньше, чем больше энергии истрачено организмом на преодоление изменений во внешней среде. Конечно, фактор времени имеет здесь не абсолютное, а относительное значение и находится в соответствии с особенностями биологического цикла и онтогенеза изучаемого вида. Вообще говоря, первоначальное действие физико-химических факторов водной среды может быть локализировано по преимуществу на поверхности организма, на всей поверхности или на каком-либо специализированном участке ее, например, на поверхности жабер или других органов обмена с внешней средой. Действие других более „проникающих" факторов может распространяться более равномерно на весь организм. Мы не будем останавливаться на мало изученных и спорных вопросах о механизме действия различных физико-химических факторов на водные организмы. Изменения, вызванные различными физико-химическими факторами, могут быть в основном сведены: а) к химическим и физико-химическим превращениям более общего характера, связанным с разрушением живого вещества (например,

действие ионов электролитов), или к изменениям содержания воды в организме (действие осмотического фактора); б) к физико-химическим изменениям более специфического характера (действие CO_2 на свойства гемоглобина и других компонентов крови) и в) к изменению скоростей протекания различных реакций в организме (действие температуры на биохимические реакции).

Какова бы ни была природа действующего фактора и первоначальный механизм его действия, для нас наиболее важным является изучение общего состояния возбуждения как ответной реакции организма на происходящие изменения и тех изменений обмена, которые с ним связаны.

Так как в основе всякого процесса возбуждения лежит окисление, а, с другой стороны, окислительные процессы являются главным источником энергии в организме, то главное внимание при такого рода анализе должно быть обращено на изучение изменений дыхательного обмена и окислительных процессов организма.

Согласно теории Пастера Мейергофа, существует лишь один тип обмена, который имеется у всех организмом за исключением анаэробов. Анаэробная фаза обмена предшествует аэробной. Если анаэробные условия сохраняются, то у животного происходит накопление молочной кислоты. С физиологической точки зрения безразлично, накопляется ли молочная кислота и другие продукты анаэробного расщепления вследствие прямого недостатка кислорода или же потому, что в организме перестает функционировать дыхательная система, а с энергетической точки зрения важно, что анаэробная фаза диссимиляции дает очень мало энергии и что анаэробный обмен связан с большой, неэкономной тратой материала.

Поэтому задержка в снабжении организма кислородом, каковы бы ни были ее ближайшие причины, является отрицательным фактором для всего обмена в целом.

Исходя из этих общих соображений, мы можем рассмотреть некоторые факты, главным образом из области экологической физиологии водных животных, ставшие известными за последнее время.

Окунь и карп обладают разной чувствительностью к водородным ионам внешней среды. Окунь может жить в дистрофном водоеме при $pH = 5,0$ в качестве единственного представителя ихтифауны. Для карпа эти условия являются уже непригодными. Если поместить голодавшего двое суток окуня или карпа в аппарат Крога и наблюдать за дыханием и поведением рыбы, то можно заметить, что после подкисления среды до $pH = 5,0$ интенсивность дыхания в течение первых 2—3 часов резко падает, а ритм дыхательных движений сильно повышается. В последующие часы потребление кислорода снова возрастает и у окуня вскоре возвращается к норме, а у карпа остается пониженным в течение ряда дней. Если карпа поместить в менее кислую воду не ниже $pH = 6,0$, то все явления протекают менее резко, и нормальный уровень дыхания восстанавливается, так же как и окуня, при более кислой реакции[1].

Эти данные существенно дополняют указания ряда авторов, установивших факт задержки дыхания у разных рыб при кратковременном пребывании в подкисленной среде. Возникает вопрос, если реакция организма на изменившиеся условия, не выходящие за пре-

---

[1] Наблюдения проведены в нашей лаборатории Т. Новиковой (неопубликованный материал).

делы изменений, встречающихся в природе, может быть весьма длительной, то как отражаются новые условия на обмене в целом, на процессе ассимиляции и роста в частности.

Наблюдения над усвоением азота пищи у молодых карпов в зависимости от активной реакции среды показывают, что в сильно подкисленной среде наряду с нарушением дыхания происходит значительное ухудшение усвоения азота[1] и что это состояние может сохраняться в течение многих дней. Многолетние исследования над ростом молодых карпов и карасей в зависимости от pH среды с несомненностью показали, что повышение концентрации ионов водорода не только может вызвать нарушение обмена и понижение ассимиляции, но также при известных условиях активировать жизнедеятельность организма, усиливая ассимиляцию и прирост органического вещества. Эта стимуляция происходит, правда, в весьма узком интервале pH, но выражена очень резко. В соответствии с большей чувствительностью карпа к H-ионам по сравнению с карасем вершина кривой роста в зависимости от pH отодвинута к более нейтральной реакции. При более кислой реакции рост прекращается, несмотря на то, что рыба продолжает жить в течение месяца и поглощает при этом много корма, нередко более чем при нейтральной реакции.

Мы видим таким образом, что изменения pH среды, не выходя за пределы естественной нормы, вызывают весьма сложную ответную реакцию со стороны организма. При известных условиях H-ионы могут значительно стимулировать общий обмен и рост организма.

Культурный карп легко переносит слабо соленую воду. Наблюдения Брюхатовой А. Л., поставленные в нашей лаборатории[2], показывают, что до $S = 8—9^0/_{00}$ рыбы живут очень долго (около года до конца наблюдений). Более высокую соленость при непосредственном помещении рыб из пресной воды в воду с концентрацией $10—11—13^0/_{00}$ карпы выносят плохо и погибают в различные сроки—от нескольких месяцев до 20—30 дней. Пребывание рыб в воде с разной соленостью по-разному отражается на их обмене. Потребление кислорода быстро падает в первые часы после помещения рыб в воду соленостью от $4^0/_{00}$ и выше. В последующие дни в воде с соленостью не выше $8^0/_{00}$ дыхание карпов приближается к норме. В более концентрированных растворах ($13^0/_{00}$) потребление O_2 продолжает падать, рыбы перестают питаться, теряют в весе и вскоре погибают. Интересно, что при очень низкой солености ($2^0/_{00}$) потребление кислорода сразу начинает повышаться, держится некоторое время на высоком уровне, но затем снова снижается, оставаясь все же довольно высоким.

Наблюдения над изменениями роста и веса показывают, что при $S = 2—4^0/_{00}$ *карпы значительно обгоняют в весе не только рыб, содержащихся в более соленой воде, но и рыб контрольных в пресной воде.* Разница в приросте достигает 80—90% по сравнению с пресной водой и $S = 6^0/_{00}$. Анализ показывает, что увеличение в весе идет за счет органического вещества (процент отношения между водой и сухим остатком, органическим веществом и солями остается без изменения)[3]. В связи

---

[1] Скадовская Н. С., Ученые записки МГУ, вып. 9, Лаборатория гидробиологии НИИЗ, 1936.

[2] Брюхатова А. Л., Ученые записки МГУ, вып. 9, Звенигородская гидрофизиологическая станция НИИЗ, 1936.

[3] Брюхатова А. Л., Неопубликованные материалы.

с этими данными интересно вспомнить об исследованиях Шлипера и Билля, которые нашли, что гомойосмотические Carcinas и другие морские беспозвоночные при помещении в опресненную воду дышат сильнее. Повышение дыхательного обмена авторы объясняют усиленной работой по осморегуляции.

По Гиллу, динамическое steady state сопровождается бо́льшим расходованием энергии, чем состояние осмотического равновесия с окружающей средой. Общая реакция организма на изменение солености внешней среды у некоторых пресноводных рыб оказывается более сложной. Мы видим, что карп при $S = 6^0/_{00}$ прибавляет в весе не хуже, чем в пресной воде. Однако соленость, близкая к изотонии крови (около $S = 9^0/_{00}$), уже оказывает отрицательное влияние — рост задерживается и карпы живут не дольше нескольких месяцев. Дело осложняется еще тем, что, помимо осмотического действия, имеет место еще солевое действие на организм. Во всяком случае при изменении $S^0/_{00}$ внешней среды возможно как повышение, так и понижение потребления кислорода, как усиление ассимиляции и роста органической массы, так и торможение этих процессов.

Более подробное изучение относящихся сюда закономерностей — дело будущих исследований. Однако уже сейчас ясно, что нарушение обмена, происходящее под влиянием изменения солености среды как в ту, так и в другую сторону, может быть весьма длительным. Значительно сложнее представляется в настоящее время действие такого общего фактора, как температура. Это влияние на пойкилотермные водные организмы не ограничивается только общим изменением интенсивности дыхания и обмена в целом, с менее значительным ускорением процесса при повышении температуры в низком интервале и более значительным ускорением в интервале более высоком. Наряду с количественными изменениями, изменение температуры на разных отрезках общего температурного градиента оказывает различное влияние на организм и в качественном отношении. Последние работы, правда, требующие дальнейшей проверки, указывают на то, что у куко́лок различных насекомых существует определенный и довольно узкий температурный оптимум развития[1], т. е. что существует такая температура, при которой определенный цикл развития совершается с наименьшей тратой энергии. По наблюдениям над Fundulus (Wells) и гамбузией (Карпевич)[2] ускорение поглощения кислорода рыбой наиболее значительно при повышении температуры в некотором среднем интервале температурной кривой. Очевидно, что нормальное нарастание общего обмена с повышением температуры будет обеспечено в первую очередь в том случае, если потребление пищи и транспорт кислорода в этом температурном интервале растут в тех же отношениях, т. е. если все эти процессы имеют одинаковый или близкие температурные коэфициенты. Что касается питания, то температурный коэфициент поглощения пищи гамбузией (хирономусов, олигохет, коретр в отдельности) в интервале 10—25° в среднем даже выше, чем температурный коэфициент поглощения кислорода. При 25° количество поглощенной пищи было в 4—10 раз больше, чем при 10°. Снабжение организма кислородом в первом приближении зависит от частоты дыхательных движений, поэтому наблюдения над ритмом движений жаберных

---

[1] Работы Crescitelli и Кожевникова и Масловой (см. Винберг Г. Г., Температурный оптимум развития, Биол. журнал, № 3, 1936).

[2] Карпевич А. Ф., Неопубликованные материалы.

крышек в сочетании с анализом интенсивности поглощения O_2 рыбой могут быть использованы для суждения о качественных изменениях в характере обмена при переходе от одной температуры к другой. Вышецитированные наблюдения Карпевич показывают, что поглощение O_2 гамбузией при повышении температуры от 10 до 15° возрастает в 3—6 раз в зависимости от возраста и условий, предшествовавших опыту. Соответственно в общем меняется и дыхательный ритм, однако отношение R t/o (дыхательного ритма и поглощения кислорода) в единицу времени при более высокой температуре (от 20 до 30°) в два раза меньше, чем при более низкой (от 3 до 15°). В верхнем интервале это отношение колеблется от 7,0 до 7,6, а в нижнем—от 13,7 до 16,0 (для половозрелых самок гамбузии, адаптированных перед опытом к температуре в 16°). Это указывает, видимо, на то, что с понижением температуры ниже 15° в общем физиологическом состоянии теплолюбивой гамбузии происходят заметные и длительные изменения, отражающиеся на физико-химических свойствах крови и сопровождающиеся повышенной возбудимостью дыхательного центра. Не подлежит сомнению, что это изменение в ряде случаев прямо или косвенно связано с торможением окислительных процессов, независимо от ближайшей причины, вызвавшей это торможение. Повышение дыхательного ритма и увеличение отношения R t/o наблюдала Новикова у окуней всякий раз, когда под влиянием повышенной активной кислотности внешней среды происходило понижение потребления O_2 рыбой. Аналогичные явления отмечены Свиренко[1], работавшей в нашей лаборатории над дыханием стерляди: повышение температуры, активной кислотности внешней среды и содержания свободной CO_2 могут вызвать длительное повышение R t/o. Так, увеличение содержания свободного CO_2 в воде до 20—25 мг на литр (при одинаковом высоком содержании O_2) сопровождается повышением R t/o почти в два раза (с 1,5 до 2,0 и до 3,0), а увеличение температуры до 28° приводит к повышению R t/o с 1,6 до 2,5, главным образом за счет увеличения ритма дыхательных движений при сохранении потребления кислорода рыбы на более постоянном уровне. Таким образом, разные факторы внешней среды—температура, pH, CO_2—при известных условиях оказывают сходное действие на обмен, вызывая нарушение окислительно-восстановительных процессов, и ряд сходных биохимических превращений, несмотря на то, что первоначальный механизм действия этих факторов на организм различен.

Резюмируя основное содержание исследований последнего времени, приходим к следующему: изменения различных физико-химических, факторов внешней среды могут оказывать сходное действие на обмен веществ у рыб—на окислительные процессы, на ассимиляцию и на рост органической массы, причем один и тот же фактор в зависимости от условий (величина самого фактора и особенности организма) может оказывать как тормозящее, так и стимулирующее влияние на эти процессы. Изменения обмена у рыб в период приспособления к новым условиям могут быть глубокими и длительными, соответственно и влияние этих изменений, особенно на разных стадиях онтогенеза, значительно, и отражается на росте и развитии организма.

Таким образом, тот факт, что разные факторы внешней среды могут действовать на организм одинаково, приобретает в отношении

---

[1] **Свиренко Е.**, Ученые записки МГУ, вып. 9, 1936.

водных животных некоторое новое физиологическое содержание, имеющее теоретическое и практическое значение.

Намечающийся путь эколого-физиологических исследований позволяет выяснить и потенциальные возможности различных видов рыб и водных беспозвоночных в отношении степени и характера их физиологической приспособляемости к разным условиям существования.

Тем самым облегчается разрешение ряда больших вопросов, связанных с задачей повышения общей биологической продукции наших водоемов и рыбной продукции, в частности.

Основная задача заключается в постановке длительных наблюдений над обменом водных животных при привыкании их к различным условиям среды. В связи с этим необходимо расширить возможности постановки экспериментальных работ в полевой и полуполевой обстановке в дополнение к чисто лабораторным работам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алпатов В. В., Среда и рост животных. Сборник статей под. ред. Капланского и Мицкевич, Токина и Шмальгаузена, Биомедгиз, 1935. — 2. Бауэр Э. С., Теоретическая биология, изд. ВИЭМ, 1935. — 3. Гилл А. В., Эпизоды из области биофизики, Биомедгиз, 1935. — 4. Зернов С. А., Общая гидробиология, Биомедгиз, 1935. — 5. Оппенгеймер, Химическая динамика жизненных явлений, 1935.

PROBLEMS OF THE ADAPTATION PHYSIOLOGY IN AQUATIC ANIMALS, VIEWED FROM THE STANDPOINT OF THE PRODUCTIVITY PROBLEM

by S. N. Skadovsky

In studying the laws of the biological productivity of lakes, it is necessary to bear in mind, that from the economical point of view, fish production, as one of the terminal links of organogenic element transformation in a lake, is of the foremost importance. Hence the study both of ecology and physiology of nutrition and growth of economically valuable species should be advanced as a task to be fulfilled first of all.

Fish production, however, depends not only upon the feeding properties of a lake, but upon other biological factors too, the adaptation of separate species to the physico-chemical regime of the lake being of no lesser significance.

Experiments on carps, carried out in our laboratory for a long period of time (by Brukhatova) showed slight changes in physico-chemical conditions (pH,$S^0/_{00}$) to cause both a prolonged stimulation of metabolism and growth and a sharp depression of assimilation processes. It was possible to establish experimentally that, for example, a rise of active acidity below pH = 5 may serve to cause the suppression of growth in the carp under the conditions of normal and even increased food consumption.

Of late facts have come to light, which indicate that changes of physico-chemical factors in an aquatic medium lead under certain conditions to a lasting state of the organism excitation, accompanied by a rise of oxydating processes.

The adaptation to new conditions together with the development into a new state cause a considerable loss of energy. At a certain limit of changes occured in the outside medium, however, a marked intensification of anabolism and assimilation seems to be possible, resulting in the acceleration of the biomass growth.

From the standpoint of an increase in fish production of lakes by means of a change in the ichtyofauna composition as well as by the acclimatization of new species, the study of such eco-physiological problems appears to be a task of first-rate importance.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

ПИТАНИЕ ЛЕЩА АЗОВСКОГО МОРЯ

В. П. Воробьев

Из Азово-Черноморского института рыбного хозяйства и океанографии, Керчь

Питание леща, живущего в реках и морях вне Азовского бассейна, освещено в литературе довольно полно и гораздо лучше, чем для других промысловых рыб. Из всех работ наиболее полными и ценными в этом отношении являются работы Терещенко (1917), Державина (1918), Сомова (1924) и Домрачева (1929). Основная литература по питанию леща сведена в работе Домрачева. Вывод, который можно сделать из всех этих работ, тот, что лещ является потребителем животного корма, главным образом ракообразных, личинок насекомых и моллюсков, видовой состав которых изменяется в зависимости от характера водоема, в котором живет лещ, и от существующих в них кормовых площадей. Растительные организмы в питании леща играют ничтожную роль, и в большинстве случаев нахождение их в кишечнике можно объяснить случайным или же „вынужденным" питанием леща. Кроме того, можно заметить у лещей, живущих во всех водоемах, смену компонентов питания по мере роста леща. Молодь питается преимущественно планктоном, затем лещ начинает питаться личинками насекомых, червями и раками, взрослые крупные лещи питаются червями, моллюсками и крупными раками.

О питании леща Азовского моря сведения в литературе довольно скудны. Имеются только некоторые случайные, обоснованные на анализе небольшого количества лещей сведения в работах Н. А. Дмитриева (1931). В этом отношении краткий анализ питания леща, проведенный нами, будет являться по существу первой характеристикой питания леща в Азовском море.

Отметим здесь же, что существенных различий в характере питания леща в Азовском море и в других бассейнах не существует. Следовательно, такой характер питания является свойственным лещу и тесно связан с его физиологией.

Наличие у леща глоточных зубов делает возможным питание сравнительно крупными организмами, но одновременно с этим перетирание зубами пищи делает невозможным во многих случаях точный подсчет организмов и очень часто затрудняет определение организмов до вида. Этому способствует, повидимому, интенсивный процесс переваривания пищи. У лещей, пойманных активными орудиями лова в различные часы суток и в различное время года (с апреля по октябрь), пища в кишечнике была обычно в виде кашицы или же состояла из обрывков животных, количество и вид которых было трудно определить.

Общее представление о качественном составе пищи леща в Азовском море дает табл. 1. Эта таблица составлена на основании исследований 918 кишечников леща во всех районах Азовского моря с апреля по октябрь 1935 г. включительно. В таблице дан процент встречаемости в кишечнике леща того или иного вида организма вне зависимости от его количества, но в связи с возрастом и полом леща, т. е. дан процент нахождения данного вида от общего количества нахождений всех организмов для данной группы леща. При определении возраста леща мы исходили из его линейных размеров и пользовались средними размерами для каждого возраста, приведенными в работе Дмитриева (1931) и проверенными работами Доно-Кубанской станции Азчерниро. Крупный размер ячеи лампары, которой мы пользовались при вылове леща, обусловил тот факт, что мы облавливали лещей только с двухлетнего возраста и поэтому питание лещей-годовиков и сеголеток осталось невыясненным. В таблице организмы расположены в порядке убывания их значения для питания леща (табл. 1).

38 названий, приведенных в таблице, далеко не равнозначны в систематическом отношении, так как одни из названий являются названиями видов, а другие — названиями родов, групп и отрядов. Мы приводим все же последние, так как этим ограничиваем число форм и видов, которыми питается лещ, и нивелируем до некоторой степени невозможность более точного определения до вида.

Основными объектами питания леща являются первые 18 организмов из приведенных в таблице. Эти организмы встречаются более или менее часто и в большом количестве экземпляров, причем чем меньше порядковый номер в таблице, тем чаще и в большем количестве встречается организм в кишечнике леща. Остальные 20 организмов встречаются редко и обычно в единичных экземплярах. Они относятся к числу организмов „вынужденного питания“ или же к числу организмов, попадающих в кишечник леща из кишечника основных объектов питания.

Бросается в глаза тот факт, что молодь леща-двухлетки, трехлетки и отчасти четырехлетки питается в основном представителями пресноводно-галофильного и реликтового комплексов Азовского моря, тогда как старшие возрастные группы леща питаются преимущественно представителями средиземноморского комплекса Азовского моря. Такой характер питания прекрасно совпадает с распространением младших возрастных категорий леща в Таганрогском заливе и старших групп в Азовском море и, повидимому, находится в тесной связи с биологической особенностью леща, а именно питанием леща личинками насекомых, раками и червями на более ранних стадиях развития и питанием моллюсками и крупными раками более взрослых категорий леща. Последним обстоятельством, собственно говоря, можно объяснить приуроченность двух-, трех и отчасти четырехлеток к Таганрогскому заливу и более старших возрастных групп к собственно Азовскому морю. И, действительно, мы видим, что основными компонентами питания двухлеток лещей являются Ostracoda (20—31%), мелкие экземпляры Monodacna colorata (27%), Hypaniola kowalewskii (9—18%), Corophiidae, Chironomidae (9—13,5%), фитопланктон (4,5—10%) и зоопланктон (4,5— 9,75%).

Основными компонентами трехлеток являются Hypaniola (14,5—18,6%), Ostracoda (14—19%), Corophiidae (8—17%), Chironomidae (6,5—15,6%), Nereis succinea (4,8—15%) и планктон (6,3—15,6%).

Таблица 1. Частота встречаемости организмов в кишечнике леща, выраженная в процентах

№ по порядку	Размеры лещей в см	10—19			20—26			27—31			32—35			36—40		41—42		Более 42	
	Возраст леща	Двухлетки			Трехлетки			Четырехлетки			Пятилетки			Шестилетки		Семилетки		8—9—10-летки	
	Наименование организмов / Пол	juv	♀♀	♂♂	juv	♀♀	♂♂	juv	♀♀	♂♂	juv	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
1	Ostracoda	20,25	31,5	9,0	15,0	14,0	19,6	9,0	9,6	15,0		14,0	12,5	11,6	6,0	7,1			
2	Hypaniola kovalewskii	9,0	18,0		14,5	18,6	15,0	27,0	16,0	12,9		12,6	7,5	5,8					
3	Nereis succinea	0,75	4,5	9,0	7,0	4,8	15,0	9,0	12,8	17,1		19,6	30,0	31,9	36,0	28,4	24,9	16,5	25,0
4	Chironomidae	11,25	13,5	9,0	6,5	15,6	10,0	9,0	8,0	5,7		5,6	2,5					3,3	
5	Corophiidae	10,5	9,0	18,0	7,5	5,4	9,0	9,0	12,0	5,1		7,0	5,0			7,0		3,3	
6	Corophium volutator	1,5			6,0	1,8	8,0		5,6	6,9		7,0	7,5	8,7				3,3	
7	Syndesmya ovata	1,5			2,8	1,2	4,5		4,0	4,8		11,2	10,0	8,7	6,0	14,2	8,3	3,3	25,0
8	Tanipus	0,75	4,5		4,0	4,2	5,1		2,4	5,1		4,2	2,5					3,3	
9	Cardium edule	1 5			5,0	0,6	3,3	4,5	4,8	3,6		4,2		5,8	18,0		16,6	3,3	25,0
10	Monodacna colorata	0,75		27,0	8,5	1,8	4,2		3,0	1,5			2,5						
11	Gammarus sp.				3,0	0,6	2,7		3,2	4,8		1,4	7,5	2,9	6,0	7,1	8,3	3,3	
12	Copepoda sp.	8,29	4,5		4,0	3,0	1,2	13,5	3,2	1,8		1,4		2,9					
13	Cumacea	0,75		18,0	3,0	4,8	3,3		4,0	1,8			2,5				8,3		
14	Calanipeda aquale-dulcis	9,75	9,0		3,0	4,2	1,8		0,8	1,2									
15	Brachynotus lucasi				3,0	0,6	2,7		3,2	4,8		1,4	7,5	2,9	6,0	7,1	8,3	3,3	
16	Mytilaster montero satoi						0,9		1,6	1,2		2,8		2,9	12,0	21,3	16,6	9,9	25,0
17	Mysidae sp.	6,0				3,0				1,5				2,9					

18	Nephthys hombergii						0,6	9,0	1,6	0,9		5,6	2,5						
19	Coscinodiscus и Diatomacaea	10,25	4,5		6,0	8,4	3,3	4,5	4,0	2,1		1,4	2,5					3,3	
20	Pseudocuma			9,0	1,0	0,6	1,2	4,5		0,3									
21	Макрофиты				1,5		0,9		0,8	1,5									
22	Hormothoe imbricata									0,9		1,4		5,8				3,3	
23	Hydrobia ventrosa				1,0	0,6	0,9									7,1			
24	Cordylophora lasustris				0,5							4,2	2,5				8,3	3,3	
25	Ampelisca diadema						1,5			0,3									
26	Oligochaeta				0,5	0,6			0,8	0,3									
27	Balanus improvisus				0,5					0,6								3,3	
28	Harpacticoida sp.				0,5					0,6									
29	Tintinnidae sp.				0,5														
30	Tubifex sp.									0,3									
31	Spionidae sp.								0,8										
32	Corbulomya maeotica									0,3									
33	Isopoda sp.					0,6													
34	Idotea sp.								0,8										
35	Gastrosaccus						0,3												
36	Sphaerium				0,5														
37	Gmelina											1,4							
38	Неопредилимые остатки и детрит	1,5	4,5	1,0	0,5	0,6	0,3	4,5	0,8	0,3		1,4	2,5	2,9	6,0	7,1	8,3	3,3	
	Количество проанализированных кишечников лещей	70	7	3	92	58	150	8	52	1		34	41	28	44	22	17	39	17

Основные компоненты питания четырехлеток—Hypaniola (12,9—27%), планктон (5—18%), Corophiidae (9—17,6%), Nereis succinea (9—17,1%), Ostracoda (9—15%) и Chironomidae (5—9%).

Основные компоненты питания пятилеток—Nereis succinea (20—30%), Corophiidae (12,5—14%), Ostracoda (12,5—14%), Hypaniola (7,5—12,6%), Syndesmya ovata (10—12,2%) и Chironomidae (5—10%).

Основные компоненты питания шестилеток — Nereis succinea (31—36%), Brachynotus licasii (8—24%), Cardium edule (5—12%), Mytilaster monterosatoi (3—12%), Ostracoda (6—11,6%), Corophiidae (8—9%) и Syndesmya ovata (6—9%).

Основные компоненты питания семилеток и более старших возрастных групп—Nereis succinea (25—28%), Brachynotus (25—27%), Mytilaster monterosatoi (16—21%), Cardium (16,6%) и Syndesmya (8—14%).

Таким образом, по мере роста леща происходит переход от питания личинками насекомых, раками и червями к питанию червями моллюсками и крабами и одновременно с этим переход из Таганрогского залива в собственно Азовское море.

Распределение донных комплексов, в которые входят основные компоненты питания леща, во всем Азовском море неравномерно, и в одних его участках преобладают одни организмы, а в других другие. Вследствие этого становится вполне ясным, что основными компонентами питания леща в различных районах являются различные организмы. В Таганрогском заливе основными объектами питания леща в соответствии с преобладающими здесь кормовыми площадями (Monodacna—Hypaniola—Pseudocuma, Hypaniola, Cythereidea и Cythereidea—Chironomus—Nereis—Syndesmya) будут следующие организмы, расположенные в порядке убывания их значения: Hypaniola, Ostracoda (Cythereidea), Chironomidae, Nereis succinea, Corophium volutator, Corophiidae, Tanipus, Monodacna, Gammarus, Cumacea, Syndesmya, Copepoda, Coscinodiscus, Mysis, Cardium edule, Pseudocuma и др. В северной и северо-западной части Азовского моря у берегов Украины в соответствии с развитыми кормовыми площадями—Mytilaster—Nereis, Syndesmya—Nereis и Cardium—Syndesmya, основными объектами питания леща являются Nereis succinea, Corophiidae и другие Amphipoda, Ostracoda, Cardium, Nephthys hombergii, Cumacea, Hydrobia ventrosa, Copepoda, Brachynotus, Mytilaster, Chironomidae и др.

У восточных берегов Азовского моря в Темрюкско-Ахтарском районе основными объектами питания леща являются Nereis succinea, Cardium edule, Brachynotus, Ostracoda, Syndesmya ovata, Mytilaster monterosatoi, Gammarus, Corophiium volutator, Copepoda, Harmothoe imbricata, Ampelisca diadema и др.

Существенных различий в питании самцов и самок не имеется.

Для суждения об интенсивности питания леща мы оперируем индексами. Индекс интенсивности питания—это отношение веса содержимого кишечника к весу леща, увеличенное в 10000 раз. Введением такого индекса нивелируются колебания в количестве пищи, захваченной лещами различных возрастов, различных размеров и веса, и мы можем сравнивать интенсивность питания лещей различных категорий.

Рассмотрим прежде всего, как изменяется интенсивность питания леща в течение суток. Представление об этом дает рис. 1, где даны индексы в различные часы суток отдельно для молоди, самцов и самок до третьей стадии половозрелости и самцов и самок с половозрелостью продуктов выше третьей стадии (рис. 1).

Просматривая рисунок, мы видим, что в 4 -8 часов утра индексы у молоди и у самцов и самок третьей стадии половозрелости высо-

кие—для молоди 140,53, для самцов—115,95 и самок—202,46. Добавим к этому, что количество пустых кишечников невелико и не превышает 25%. Степень наполнения как переднего отдела кишечника (до образования первой петли), так и заднего в среднем равна 2—3[1].

Все эти признаки красноречиво говорят, что в этот период суток лещ усиленно питается, и прием пищи произошел недавно.

В период 8—12 часов индексы у тех же категорий лещей значительно ниже: у молоди—107,35, у самцов—66,88, у самок—82,9. Средняя степень наполнения переднего отдела кишечника 1, остальной части кишечника 2 или 2—3. Количество пустых передних отделов кишечника составляет от 25 до 65% всех кишечников, количество

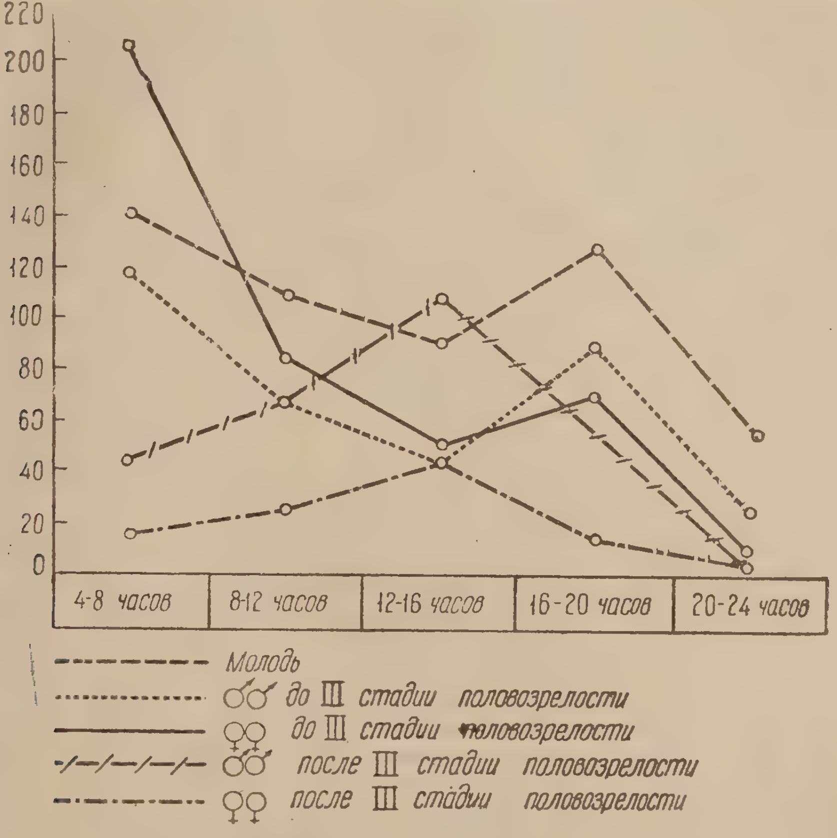


Рис. 1. Интенсивность питания леща в течение суток

пустых задних отделов кишечника составляет 12—20%. Следовательно, можно говорить вполне определенно, что интенсивность значительно снижается, и у большинства лещей в этот период суток происходит еще процесс переваривания пищи, захваченной утром. Если и происходит новый прием пищи, то в значительно меньшем количестве, чем это имело место утром. В период 12—16 часов интенсивность питания еще меньше—у молоди индекс равен 90,59, у самцов—43,49, у самок—50,0. Наполнение переднего отдела

[1] Для суждения о степени наполнения кишечника нами была принята следующая шкала: 0 — кишечник пуст, 1 — организмы встречаются единичными экземплярами, 2—организмов в кишечнике много но стенки последнего не растянуты, 3—принято пищи очень много, стенки кишечника растянуты.

кишечника 1 или реже 1—2, пустых передних отделов кишечника 30—70%; наполнение заднего отдела кишечника 2 и 3, пустых— 25—50%. Следовательно, если и происходит в этот период прием пищи, то в очень незначительных размерах, а в основном продолжает перевариваться пища, принятая утром. В период 16—20 часов происходит новый прием сравнительно большого количества пищи индексы возрастают и у молоди доходят до 126,73, у самцов—до 91,79, а у самок—до 69,84. Наполнение переднего отдела кишечника 1—2 и 2, пустых 20—40%, наполнение заднего отдела кишечника 2 и 3, пустых 20—30%.

В период 20—24 часа уменьшаются снова индексы у молоди до 53,5, у самцов—до 21,59, у самок—до 8,47.

Наполнение переднего отдела кишечника 0 или 1, пустых 70—90%, наполнение заднего отдела кишечника 1—2 и 2, пустых 60—75%.

Следовательно, несмотря на то, что лещ до третьей стадии половозрелости питается в течение всего дня, наблюдается два максимума в интенсивности питания: один, наиболее высокий, в 4—8 часов утра и другой, менее высокий, в 16—20 часов вечера. Из этого ориентировочно можно заключить, что в среднем продолжительность пищеварения леща равна приблизительно 12 часам. Точную продолжительность пищеварения у леща для различных компонентов различную можно, конечно, установить только экспериментальным путем, но изложенные выше данные, хотя грубо и ориентировочно, дают возможность говорить о средней продолжительности пищеварения, равной для леща Азовского моря 12 часам. В часы массового приема пищи лещ должен быть особенно активен и передвигаться по кормовой площади в поисках пищи. Эти часы, как показывает практика, и являются наиболее уловистыми. После приема пищи лещ должен быть менее активен, так как отпадает стимул для его перемещений. Из такого характера питания леща следует, что наиболее целесообразно производить переборку сетей два раза в сутки—первый раз в 9—10 часов утра, а другой раз в 9—10 часов вечера. Высыпать сети целесообразно в 3 часа утра и в 3—4 часа дня.

Лещ с половыми продуктами выше третьей стадии зрелости (рис. 1) питается совершенно иначе. Интенсивность питания возрастает в течение всего дня и достигает максимума в 12—16 часов, а затем понижается и доходит в 24 часа до нуля. Так, и в 4—8 часов утра интенсивность питания у самок равна 14,71, у самцов—43,53, в 8—12 часов у самок индекс повышается до 24,12, у самцов—до 66,41, в 12—16 часов индекс у самок равен 45,79, у самцов—107, 94, в 16—20 часов индексы падают у самок до 14,56, у самцов—до 56,78. Соответственно увеличению индекса происходит увеличение наполнения кишечника и уменьшение количества пустых переднего и заднего отделов кишечника.

Вышеописанный характер питания находится, вне сомнения, в связи с изменением поведения леща, вследствие созревания половых продуктов и миграции его из моря в Таганрогский залив, а из последнего в Дон. Как правило, лещи с половозрелостью выше третьей стадии встречаются только в Таганрогском заливе или у устья реки Кубани и других речек, в которые они входят для икрометания. Передвигаясь к нерестелищу, лещ активен в течение всех суток и питается также в течение почти всех суток, хотя интенсивность питания значительно ниже, чем у лещей неполовозрелых или у лещей со стадией половой зрелости ниже, чем третья. Небольшой индекс интенсивности питания и его повышение в течение суток создают впечатление, что питание является как бы слу-

чайным, как бы на ходу без длительных специальных остановок для этой цели, что лещ питается чаще, но принимает пищи каждый раз меньше.

Действительно, сильно развивающиеся половые продукты сжимают кишечник и не дают возможности наполнять его более интенсивно, и, кроме того, изменяется поведение леща, стремящегося в этот период к нересту.

Интересно отметить, что самцы до третьей стадии зрелости половых продуктов питаются менее интенсивно, чем самки соответствующей зрелости, а после созревания половых продуктов выше третьей стадии наблюдается противоположная картина.

Созревание половых продуктов у самки требует большего количества энергии, большей траты пищевых веществ, чем у самцов, и этим объясняется более высокая интенсивность питания самок до третьей стадии зрелости по сравнению с самцами. В дальнейшем с четвертой стадии половые продукты у самок заполняют брюшную полость более сильно, чем у самцов, сильно сжимают кишечник и интенсивность питания самок становится меньше по сравнению с интенсивностью питания самцов.

Более детальное представление об изменении интенсивности питания у самцов и самок в связи с половозрелостью дает рис. 2.

Интересно отметить, что совершенно аналогичную картину питания, как и у леща, мы наблюдаем у бычков. Для сравнения в рис. 2 приведены данные, характеризующие интенсивность питания Gobius melanostonus (по данным автора).

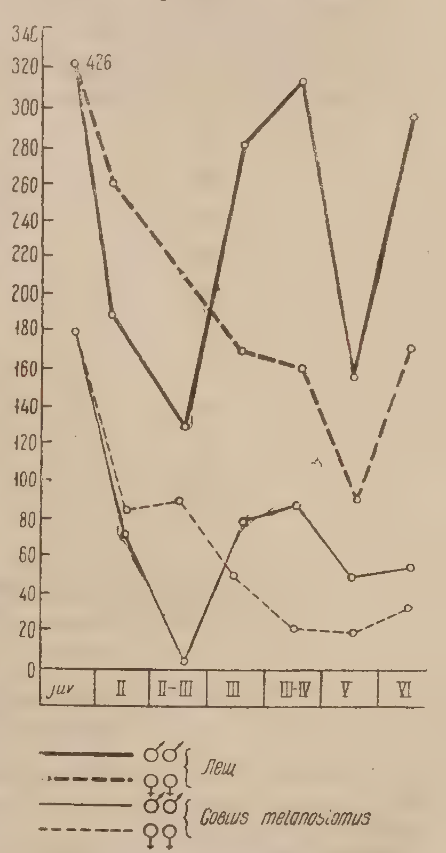


Рис. 2. Изменение интенсивности питания в связи с половой зрелостью

Если понижение интенсивности питания у самцов при переходе стадии половой зрелости со второй на третью будет обнаружено и у других рыб, то это можно будет объяснить вполне определенными физиологическими процессами, происходящими в рыбе.

Интенсивность питания леща, мигрирующего (стадия половозрелости III—IV, IV и V) для нереста,—низкая, питание происходит в течение всего дня, когда лещ перемещается, и, повидимому, остановки для питания непродолжительны. Несмотря на это, а также несмотря на влияние других факторов пути передвижения леща должны происходить через определенные кормовые площади, где он может найти себе подходящую пищу. Дальнейшая задача, следовательно, будет заключаться в намечении этих путей и в характеристике смены одних кормовых площадей другими.

Как и следовало ожидать, интенсивность питания как самцов, так и самок леща понижается с увеличением размеров и возраста леща несмотря на увеличение абсолютного количества единовременно принятой пищи.

На единицу веса леща приходится с увеличением возраста все меньшее и меньшее количество пищи. Темп роста и прирост тела снижаются из года в год, а затем и совсем прекращаются. Характер изменения интенсивности питания леща в связи с возрастом ясен из рисунка.

Повышение индекса у самцов-трехлеток и самцов-четырехлеток предшествует периоду наступления первой половозрелости, которая наступает в основном у самцов на 4-м году и у самок на 5-м году жизни. Вследствие этого более усиленного питания становится возможным развитие и созревание половых продуктов.

Сводку данных по интенсивности питания леща в различные месяцы года дает рис. 4.

Очень интенсивно питается лещ во всех районах Азовского моря в апреле в период, предшествующий созреванию половых продуктов.

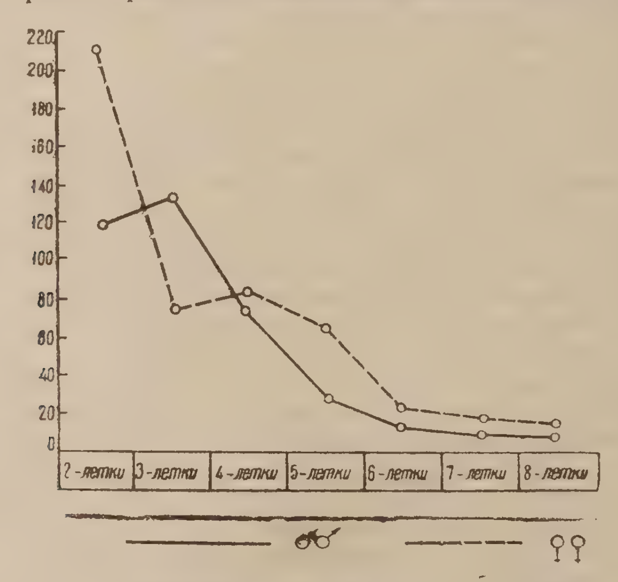


Рис. 3. Изменение интенсивности питания леща в связи с возрастом

В это время температура воды еще сравнительно низкая и колеблется в пределах от 4 до 12°, что также оказывает влияние на интенсивность питания.

В мае интенсивность питания понижается, что находится в связи как с окончательным созреванием половых продуктов, так и повышением температуры воды. Сильно возрастает интенсивность питания в июне, т. е. непосредственно в посленерестовый период, достигая наибольших величин в Таганрогском заливе и у берегов Украины.

В Темрюкско-Ахтарском районе также наблюдается увеличение интенсивности питания в июне, но здесь лещ питается все же менее интенсивно, чем в апреле. Объясняется это, повидимому, тем, что в апрельском сборе в этом районе преобладали младшие возрастные группы лещей (четырехлетки), интенсивность питания которых значительно выше, чем пяти-, шести- и семилеток и более старших возрастных групп.

В августе и сентябре интенсивность питания леща во всех районах сильно понижается и это находится, повидимому, в связи с изменением общего гидрологического режима моря, а главным обра-

зом в связи с повышением температуры воды до 25—30° и понижением содержания кислорода у дна.

В октябре в различных районах интенсивность питания леща различна. В Таганрогском заливе интенсивность питания леща повышается по сравнению с сентябрем, у украинского побережья остается без существенных изменений, а в Темрюкско-Ахтарском районе уменьшается почти в 2 раза. Эти различия в интенсивности питания зависят от качественного состава косяков леща. В Таганрогском заливе в этот период года встречаются почти в одинаковых количествах молодь и старшие возрастные группы леща, у украинского побережья моря замечается преобладание старших возрастных групп, а в Темрюкско-Ахтарском районе встречаются преимущественно взрослые, крупные лещи. Наличием в Таганрогском заливе в течение всего года молодых возрастных категорий леща объясняются

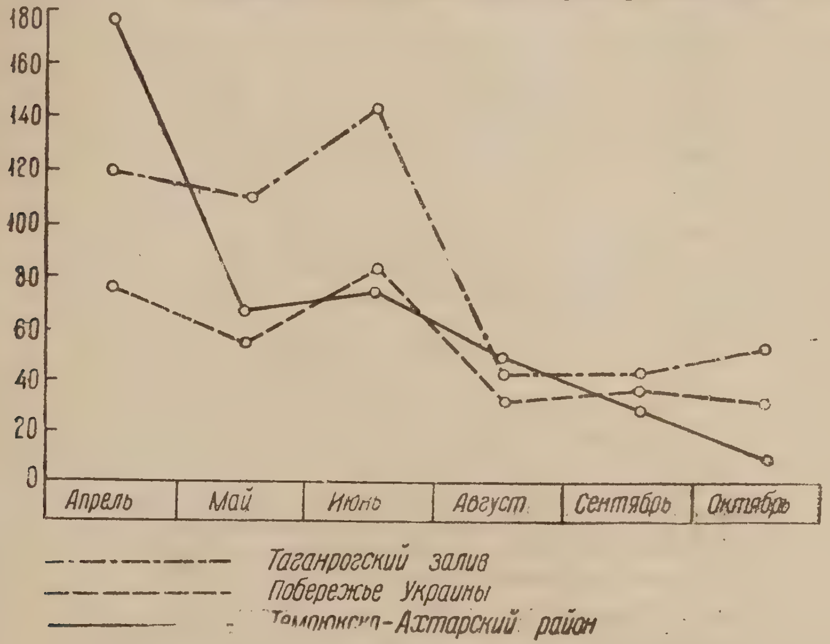


Рис. 4. Интенсивность питания леща в связи с возрастом

более высокие индексы по сравнению с остальными районами Азовского моря. Единственным исключением является апрель в Темрюкско-Ахтарском районе, но, как мы уже отмечали, в этот период в наших сборах в этом районе преобладали младшие возрастные группы леща.

Интересно теперь выяснить, держится ли лещ при питании в более или менее крупных косяках или же держится разреженно в одиночку. Между концентрацией рыбы и интенсивностью ее питания существует прямая зависимость. Если при интенсивном питании, т. е. при бо́льших величинах индекса, наблюдаются хорошие уловы, то мы можем говорить, что рыба держится в местах питания в косяках в концентрированном состоянии. Если же при больших значениях индексов наблюдаются уловы единичных экземпляров, то рыба держится рассеянно. Необходимым условием при этом является употребление одного и того же активного орудия лова и немедленный анализ на питание. Эти условия нами соблюдены. Произведенный нами анализ (рис. 5) показывает, что молодь леща (двух-, трех и

отчасти четырехлетки) ведет себя совершенно отлично от старших возрастных групп. Молодь леща держится при питании в концентрированных косяках, т. е. индексы уменьшаются с уменьшением улова. Это зависит от двух моментов. Молоди леща, скатившейся из Дона, и молоди леща до четырехлетнего возраста значительно больше по количеству, чем старших возрастных групп, количество которых уменьшилось как вследствие воздействия промысла, так и естественной убыли. Кормовые площади для леща в Таганрогском заливе, где преимущественно питается молодь, занимают небольшое пространство и ограничены друг от друга значительно бо́льшими площадями, где отсутствуют основные компоненты пищи леща. Небольшие по размеру кормовые площади и большое количество лещей вполне естественно обусловливают концентрацию молоди (двух-, трех- и отчасти четырехлеток) на местах питания.

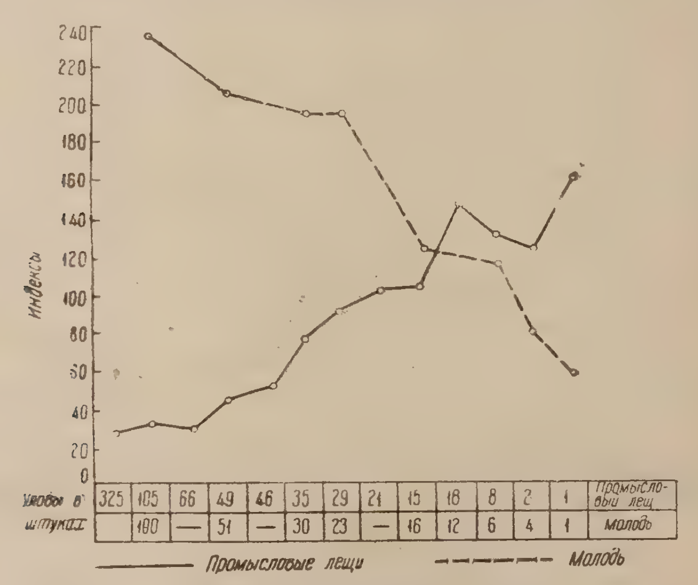


Рис. 5. Интенсивность питания леща в связи с его концентрацией на местах питания (средние индексы для одинаковых уловов)

Совершенно противоположная картина наблюдается у лещей старше 4 лет. Индексы возрастают при уменьшении уловов и достигают максимального значения при вылове единичных экземпляров.

Мы склонны рассматривать концентрацию молоди леща при питании как вынужденную, как обусловленную внешними факторами среды, считая, что физиологически и биологически лещу на всех возрастных его стадиях, начиная с 2-летнего возраста, свойственно питание не в косяках, а в одиночку. Подтверждением вышеизложенного является следующий факт: молодь леща, встречающаяся в Азовском море (трех- и четырехлетки), питается также одиночными экземплярами, а не в косяках, как это имеет место в Таганрогском заливе.

Слабая интенсивность питания, т. е. небольшое значение индексов при больших выловах, говорит о том, что лещ перемещается с одной кормовой площади на другую, собираясь в косяки. Следовательно, лещи промыслового размера при кормовых миграциях в пределах Азовского моря передвигаются с одной кормовой площади на другую, сгруппировавшись в косяки, при приходе на кормовую пло-

щадь лещ рассеивается и кормится, разбившись на небольшие группы или на одиночные особи.

Поскольку лещ промыслового размера держится при питании разреженно, то организовать лов его активными орудиями на местах кормежки нецелесообразно, а надлежащий промысловый эффект могут дать только пассивные орудия лова, а именно сети.

Активные орудия лова дадут хорошие выловы леща в момент его перехода с одной кормовой площади на другую. Задача эта очень сложна, так как надо выяснить, как долго держится лещ на кормовой площади и при каких условиях он переходит с одной кормовой площади на другую. Эту задачу необходимо разрешить в самое ближайшие время.

Резюме

1. Лещ является потребителем животного корма главным образом ракообразных, моллюсков и насекомых, видовой состав которых изменяется в зависимости от характера района, в котором находится лещ, и наличия в них определенных донных комплексов. Растительные организмы в питании леща играют ничтожную роль.

2. Из всего населения донного комплекса лещ выбирает вполне определенные организмы.

3. Наиболее постоянными компонентами питания леща являются Ostracoda, Hypaniola, Nereis, Chironomidae, Corophiidae, Copepoda, Cardium, Monodacna, Gammarus, Cumacea, Brachynotus и Mytilaster.

4. Кормовыми площадями в Таганрогском заливе являются комплексы Monodacna,—Hypaniola-Pseudocuma, Hypaniola—Cytheridea и Cythereidea—Nereis—Syndesmya.

В Ахтарском районе и у берегов Украины комплексы Mytilaster—Nereis, Cardium-Syndesmya и Syndesmya—Nereis.

5. По мере роста леща происходит переход питания от планктонных форм к ракам, червям и личинкам насекомых, а затем к червям, моллюскам и крабам. В условиях Азовского моря этот переход одновременно связан с переходом от галофильно-пресноводных и реликтовых комплексов к комплексам средиземноморского происхождения.

6. У молодых неполовозрелых лещей можно выделить два максимума в интенсивности питания: один утром в 4—8 часов и другой вечером в 16—20 часов. У лещей со стадией зрелости половых продуктов выше третьей питание происходит весь день, и наблюдается только один максимум в 12—16 часов.

7. Интенсивность питания самок понижается по мере созревания половых продуктов и достигает минимума при стадии четвертой или пятой, а затем снова увеличивается. Интенсивность питания самцов резко снижается при переходе зрелости половых продуктов со второй стадии на вторую-третью, затем увеличивается, снижается снова при наступлении стадии четвертой и пятой и повышается снова после нереста.

8. Интенсивность питания леща уменьшается по мере его роста.

9. Наиболее интенсивно питается лещ в период, предшествующий окончательному созреванию половых продуктов (апрель и май) и непосредственно после икрометания (июнь), когда интенсивность питания достигает своего максимума. В остальное время года интенсивность питания леща невелика.

10. Молодь и неполовозрелые особи леща во время питания находятся на кормовых площадях в концентрированном состоянии, что

обусловлено небольшими размерами кормовых площадей, с одной стороны, и большим количеством лещей — с другой.

11. Половозрелые особи переходят с одной кормовой площади на другую более или менее концентрированными косяками, а на кормовой площади держатся разреженно небольшими группами или в одиночку.

ЛИТЕРАТУРА

1. Державин А. Н., Питание леща, Труды Астраханской ихтиологической лаборатории, т. 1, 1922.— 2. Дмитриев Н. А., Лещ Азовского моря, Труды Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции, вып. VI, 1931. — 3. Домрачев Ф., Питание и темпы роста леща в Псковском и Чудском озерах, Известия Отдела прикладной ихтиологии ГИОА, т. IX, вып. 3, 1929 (указана вся основная литература по питанию леща которую не будем повторять).— 4. Троицкий С. К., Материалы к оценке состояния запасов Азовско-Донского леща, Работы Доно-Кубанской научно-рыбохозяйств. станции, вып. 3, 1935.— 5. Зенкевич Л. А., Материалы по питанию рыб Баренцова моря.

THE FEEDING OF THE AZOV SEA BREAM

Summary

1. The bream is a consumer of animal food consiting principally of Crustacea, molluscs and insects, whose special composition varies according to the character of the region where the bream occurs, as well as to the definite bottom complexes to be found there. As to vegetable organisms, they play a very insignificant part in the bream's feeding.

2. Out of the whole population of a certain bottom complex the bream chooses quite definite organisms.

3. Ostracoda, Hypaniola, Nereis, Chironomidae, Corophiidae, Syndesmya, Copepoda, Cardium, Monodacna, Gammarus, Cumacea, Brachynotus and Mytilaster constitute the most constant components of the bream's food.

4. Feeding areas of the Taganrog bay are characterized by the following complexes: Monodacna-Hypaniola Pseudocuma, Hypaniola-Cythereidea-Nereis-Syndesmya. In the Akhtarske region and off the Ukrainian coast complexes such as Mytilaster-Nereis, Cardium-Syndesmya and Syndesmya-Nereis are found to exist.

5. With the growth of the bream its food undergoes a change, the plankton forms being replaced by crustaceans, worms and insect larvae, to be substituted in their turn by worms, molluscs and crabs. In the conditions ot the Azov sea that change in food is connected with a synchronous transition from halophylo-fresh-water and relict complexes to those of the Mediterranean sea origin.

6. It is possible to distinguish two maxima in the intensity of feeding of young and immature breams, one of them occuring at 4—8 o'clock in the morning and the other at 16—20 o'clock in the evening. In breams at the stage of sex product maturity higher than the III, feeding proceeds the whole day through, only one maximum being observed at 12—16 o'clock.

7. The feeding intensity in females diminishes with the maturing of sex products, attaining a minimum at the IV and V stage, after which it begins to increase. The feeding intensity in males shows an abrupt decrease when the maturation of sex products passes from the II stade to the II—III, then increases to drop again at the onset of the IV, V stage for a rise after the period of spawning.

8. The intensity of feeding in the bream falls with the latter's growth.

9. The bream is observed to feed most intensively during the period preceeding the (final maturation of sex products (April, May) and immediately after spawning (June), when the intensity feeding reaches its maximum, remaining low the rest of the year.

10. The young as well as the immature individuals of the species under question are found on the feeding areas in a crowding condition, which, on one hand, is due to small dimensions of those areas, and on the other—to large numbers of breams.

11. Mature individuals migrate from one feeding area to another in more or less concentrated shoals, but once there, either form small rarified groups or keep separately.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

ТЕМПЫ ПЕРЕВАРИВАНИЯ У МОРСКИХ РЫБ

А. Карпевич и Ел. Бокова

Из Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и отделения сравнительной физиологии Биологического института им. Тимирязева

II часть[1]

ПИЩЕВОЙ МАТЕРИАЛ — ГАММАРУСЫ

I. Треска. Gadus callarias

При облове участков сублиторальной и литоральной зоны у пойманных двухлеток трески желудки оказались набитыми гаммарусами, что и побудило нас взять для исследования именно этот объект питания. В аквариальных условиях треска охотно брала гаммарусов. Табл. 10 показывает соотношение размеров подопытных рыб и количество пищевого материала. В хорошем состоянии треска поедала свой корм в течение 15—20 минут, и затем сколько бы ни было еще гаммарусов, она их не брала в первые часы после интенсивного жора. Максимальное наполнение желудка, в естественных условиях, не превышает 6% веса тела. В наших опытах есть объекты, голодавшие в течение месяца. Вес их тела понижен, и поэтому процент наполнения (количество пищи, отнесенное к весу тела) очень велик и достигает 11,3 — треска № 14.

а) Разрушение пищевого комка

Гаммарусы в пищевом комке тесно соприкасаются друг с другом. Тугой пищевой комок подвергается действию желудочного сока с поверхности. Перемешивание невозможно.

Через 6 часов после приема пищи некоторые гаммарусы на поверхности пищевого комка покраснели, и хитиновые покровы их слегка размягчились.

Переваривание очень слабое (при фиксации гаммарусов из желудка все утонули в формалине).

Через 12 часов грубых морфологических разрушений еще нет, но все поверхностные экземпляры посветлели, сморщились. Переваривание слабое (почти все гаммарусы тонут). Через 1 сутки при значительных наполнениях гаммарусы внутри пищевого комка еще зеленого цвета. Экземпляры, находившиеся на поверхности пищевого комка, красные, сморщенные и многие разрушены. Через 2 суток все гаммарусы разрушены, в желудке красная перетертая

[1] I ч. Зоол. журн., т. XV, № 1.

масса. При внимательном рассмотрении можно найти отдельные полуразрушенные сегменты. Через 3 суток незначительные остатки красных хитиновых частей гаммарусов в пилорической части желудка. Во время всего переваривания в желудках нет свободного сока, пища смочена очень слабо.

b) Процент наполнения и процент разрушения пищевого комка

В наших опытах процент наполнения, как уже указывалось раньше, почти везде близок к максимальному. В первые часы переваривания (6, 12 час.) трудно разрушаемый хитин дает ничтожный процент разрушения. За первые сутки переваривания в среднем 22—23% пищевого комка. К концу вторых суток разрушается и переходит в кишечник 92—93% пищи. За $2^1/_2$—3 суток процент переваривания увеличивается незначительно. Оставшиеся хитиновые части медленно разрушаются и незначительными порциями переходят в кишечник. После 3 суток происходит окончательное освобождение желудка от пищи.

В пищеварении трески при питании гаммарусами также можно установить две фазы: 1) фаза эффективного переваривания, длящаяся 2 суток, и 2) фаза остаточного переваривания, которое продолжается одни сутки и больше до полной эвакуации желудка.

Таблица 9. Разрушение пищевого комка у трески при питании гаммарусами

Подопытный объект				Пищевой объект		Результаты опытов			
№ рыбы	L в см	вес в г	пол	количество	вес в г	длительность переваривания	% наполнения	вес разрушенной пищи	% переваривания
5	17	29,5	Juv.	22	1,53	6 час.	5,19	0,16	10,4
4	17	28,7	„	30	1,23	12 „	4,2	0,23	18,7
12	15	16	„	16	0,87	24 „	5,47	0,27	23,0
7	18	35,5	„	20	1,67	24 „	4,70	0,42	25,1
3	20	60	„	39	1,33	24 „	2,21	0,27	20,3
								Средний	22,6
1	18	47	„	27	2,28	30 „	4,85	1,38	60,5
14	15,2	14,5	„	10	1,65	2 суток	11,3	1,64	99,5
13	15,4	15,75	„	16	1,4	2 „	8,86	1,36	97,1
6	17	29,9	„	26	2,00	2 „	6,68	1,8	90,7
9	17	32,9	„	26	1,91	2 „	5,8	1,61	84,2
								Средний	92,8
10	14,3	14,2	„	14	1,35	2 суток 17 ч.	9,5	1,11	82,2
11	16,3	23,4	„	28	1,95	3 суток	8,29	1,77	99,0

c) Кишечник

В кишечнике пища была обнаружена после 12 часов от начала кормления. В кишечник попадает совершенно разрушенная, почти

гомогенная масса оранжевого цвета. В верхнем разделе кишечника кишечный сок слегка разжижает химус, в нижнем отделе образуются каловые массы грязножелтого цвета, бесформенные остатки хитина.

d) Реакция

1. Желудок. При питании гаммарусами свободного сока в желудке нет, так как реакция слизи с гаммарусами в первые часы переваривания более щелочная (7,2), чем реакция слизи желудка вне акта пищеварения. Покраснение хитина гаммарусов указывает на присутствие кислоты в изливающемся желудочном соке. Очевидно, поступающая пищевая масса, а именно ее покровы могут изменять реакцию желудочного сока в сторону защелочения. Постепенно же в процессе переваривания происходит медленное закисление содержимого. Ко вторым суткам пищевые остатки еще вызывают сокоотделение, но кислотность изменить не могут и реакция устанавливается кислая — pH около 3,26; после освобождения желудка реакция приближается к нейтральной точке.

2. В кишечнике реакция слабо щелочная. В первые часы переваривания, когда из желудка поступают щелочные массы, в верхнем разделе кишечника реакция кишечного сока более щелочная, чем в нижнем разделе. Через 12 часов от начала кормления верхний раздел имеет реакцию 7,87, а в нижнем 7,68, но через 1 сутки в верхнем разделе реакция равна 7,98, а в нижнем 8,16.

II. Сайда. Gadus virens

В аквариальных условиях сайда охотно брала гаммарусов. За 15 минут интенсивного жора сайда набивает желудок до максимального наполнения. В наших опытах максимальный процент наполнения равен 5,97. Подопытный материал средней упитанности.

a) Разрушение пищевого комка

Наблюдение за разрушением пищи в первые часы пищеварения не удалось провести из-за недостатка подопытных объектов. Через 1 сутки при максимальном первоначальном наполнении в желудке полуразрушенная масса гаммарусов. Все разрушенные гаммарусы красновато-оранжевого оттенка. Через 2 суток у сайды № 1 при слабом первоначальном наполнении желудок уже пуст. В остальных опытах наполнение хорошее, в желудке перетертая красная масса, состоящая из мелких остатков хитиновых частей гаммарусов. Характер разрушения гаммарусов у сайды за первые и вторые сутки чрезвычайно сходен с таковым у трески за те же сроки переваривания. Через $2^1/_2$ суток разницы в характере пищевого остатка нет. И через 3 суток в желудке незначительные остатки красной перетертой массы. Во все время переваривания свободного сока в желудке нет. Ко вторым суткам эффективное переваривание заканчивается у сайд, остаточное переваривание длится еще $1-1^1/_2$ суток.

b) Процент наполнения и процент разрушения пищи

При максимальном наполнении процент разрушения пищи за первые сутки достигает 44. Он по сравнению с процентом переваривания у трески значительно выше (табл. 10).

Таблица 10. Разрушение пищевого комка у сайды при питании гаммарусами

Подопытный объект				Пищевой объект		Результаты опытов			
№ рыбы	L в см	вес в г	пол	количество гаммарусов	вес в г	продолжительность в часах	% наполнения	вес переваренной пищи	% переваривания
8	20,5	58,9	Juv.	47	3,52	24	5,97	1,57	44,6
1	20	50	"	10	0,6	48	1,2	0,6	1,00
3	20,5	71	"	28	2,25	48	3,16	2,24	99,06
2	22	84	"	68	4,95	48	5,89	4,44	92,6
								средний	97
4	23	91	"	51	3,45	60	3,79	3,37	97,68
5	21	74	"	—	2,5	72	3,5	2,49	99,44

Через 2 суток процент переваривания в среднем достигает 97. У сайд № 1 и № 2 резко выступает зависимость процента переваривания от величины пищевого комка. У сайды № 2 самый большой пищевой комок и процент переваривания самый низкий, хотя вес переваренной пищи самый высокий.

c) Кишечник

В кишечник, как и у трески, выбрасывается из желудка перетертая масса красного цвета. В первые сутки в кишечнике наблюдается присутствие свободного сока, затем он исчезает, и пищевые остатки принимают вид густой гомогенной массы коричневатого оттенка. Через 3 суток кишечник еще значительно заполнен ею.

d) Реакция

В желудке через сутки от начала кормления реакция слабокислая 6,57. В дальнейшем процессе переваривания идет медленное закисление. Через 2 суток реакция в среднем 5,0, а через 3 суток при незначительных остатках пищи реакция достигает резкокислых значений, pH=3,29. В кишечнике через сутки реакция щелочная; в верхнем разделе более кислая, чем в нижнем. За все время переваривания в верхнем разделе кишечника реакция колебалась от 7,38 до 8,34, в нижнем от 8,05 до 8,5.

III. Бычок

Половозрелые бычки в условиях аквариума довольно охотно брали гаммарусов. В естественных условиях в желудках бычков, наряду с рыбной пищей, также часто встречаются гаммарусы. Ощее число опытов невелико, но они в основном не отличаются по результатам от опытов на треске и сайде.

О максимальном проценте наполнения у бычков в естественных условиях мы не имели данных, в наших же опытах самый большой процент наполнения равен 10.

a) Разрушение пищевого комка

Характер переваривания в опытах с бычком совершенно не отличается от таковых на сайде и треске. Через 18 часов большин-

ство гаммарусов целые; некоторые размягчены и разорваны на крупные части. Внутри пищевого комка встречаются совершенно целые гаммарусы. Через 1 сутки полуразрушенные гаммарусы красного цвета. Через $2^1/_2$ суток в желудке незначительное количество совершенно перетертых гаммарусов, причем степень разрушения пищевого материала у бычков гораздо больше, чем у предыдущих объектов.

К концу переваривания в пилорической части желудка незначительные количества гомогенной красной массы. Свободного сока в желудке во время пищеварения нет, и пищевой комок слабо смочен.

Таблица 11. Разрушение пищевого комка у бычка при питании гаммарусами

Подопытный объект				Пищевой объект		Результаты опытов			
№ рыбы	L в см	вес в г	пол	количество гаммарусов	вес в г	продолжительность переваривания	% наполнения	вес переваренной пищи	% переваривания
52	22	137	♂ II	25	7	14 час.	5,1	0,89	12,17
53	22	171	♀ III—IV	52	11	18 „	6,4	4,2	38,1
57	20	113	♂ III—IV	58	6,72	2 сут. 20 час.	5,9	6,12	91,07
55	21,5	141	♀ III—IV	—	13,94	3 „ 14 „	9,88	10,94	78,5

b) Процент наполнения и процент разрушения

Несмотря на малочисленные опыты полученные результаты относительно процента разрушения пищевого комка у бычков в основном не отличаются от результатов, полученных относительно разрушения пищи у трески и сайды. К сожалению, о длительности эффективного переваривания мы ничего не можем сказать, но на основании имеющихся данных можно предположить, что оно с некоторыми вариациями длится около 2 суток, после чего идет остаточное переваривание, которое может затягиваться до трех суток и дольше.

c) Кишечник

Пища в кишечник попадает в совершенно перетертом виде. Свободного сока в кишечнике много, он окрашен в розовый цвет; таким же окрашенным соком заполнены и пилорические отростки. Очевидно, пищевые компоненты, растворенные или связанные с соком проникают в пилорические отростки. Через 18 часов в кишечнике пищи еще очень мало. Через двое суток кишечник заполнен химусом. В верхнем разделе кишечника химус разжижен, в нижнем сгущается в каловые массы красноватого оттенка.

d) Реакция

В первые часы переваривания реакция содержимого желудка более щелочная (7,09—7,68), чем вне акта пищеварения. К 18 часам происходит некоторое закисление (4,95). В дальнейшем переваривании реакция постепенно закисляется и только при остаточном переваривании достигает резко кислых значений — 3,03—3,29. В кишечнике реакция содержимого слабо щелочная: в верхнем разделе кишечника pH=7,28—8,46, в нижнем разделе кишечника pH=7,58—8,40. Пробы на измерения pH взяты у 4 бычков.

В. Объекты с менее обособленными желудками

Речная камбала (Pleuronectes flesus)

Объектом исследования была речная камбала, живущая по всему Мурманскому побережью в предустьевых пространствах и сублиторальной зоне. Размеры ее в наших ловах не превышали 30 см, редко доходили до 40 50 см. Подопытный материал добывался в Екатерининской гавани, с отлива у станции, при помощи рюжи. Массовый анализ кишечников речных камбал с этого же отлива показал, что главную их пищу составляют Tellina baltica, Mytilus edulis, Gammarus locusta и некоторые Polychaeta (виды не определены). При вскрытии кишечников камбал, только что выловленных из моря, оказалось, что пища, морфологически слабо разрушенная, находится не только в желудке, но и во всех разделах кишечника. При этом обнаруженный максимальный процент наполнения кишечника равен 6,41 при весе пищи (Tellina baltica) 14,57 г. Наибольший же вес содержимого кишечника у камбал, равный 23,6 г, обнаружен при питании Mytilus edulis.

Для питания подопытных камбал были взяты Gammarus locusta, Mytilus edulis и Tellina baltica.

Все камбалы были половозрелы, средний размер их равен 21 – 26 см, единичные опыты ставились с экземплярами размером 27, 28 и 29 см. Кишечный тракт камбалы состоит из мало развитого желудка со слабым сфинктером и двух пилорических отростков. Для того чтобы проследить продвижение пищи по кишечному тракту и установить, где она задерживается большее время, опыты ставились через небольшие промежутки времени: $^1/_2$, $1^1/_2$, 3 часа и т. д.

Всего опытов на камбалах при питании гаммарусами было поставлено 35 и при питании моллюсками 14.

Камбала охотно поедает гаммарусов в аквариальных условиях, хотя при массовых вскрытиях кишечник был наполнен преимущественно моллюсками, полихетами и в очень небольшом количестве гаммарусами.

1. ПИЩЕВОЙ МАТЕРИАЛ—ГАММАРУСЫ

а) Продвижение пищи по кишечному тракту и ее морфологическое разрушение

Через полчаса после кормления. Вся пища целиком находится в желудке. Гаммарусы не отличаются от нормальных, а некоторые из них оказываются живыми. Вес гаммарусов не изменился. Желудочного сока много. pH желудочного сока равен 6,89—7,5 (pH измерен у 3 камбал). Кишечник пуст, в нем много сока, особенно в заднем участке (прианальном) нижнего раздела кишечника. pH верхнего раздела кишечника равен 7,47—7,1; pH нижнего раздела кишечника равен 7,49—7,58.

Через $1^1/_2$ часа часть пищи (37%) перешла из желудка в верхний раздел кишечного тракта. Проценты в этих случаях высчитывались от общего количества пищи, имеющейся в кишечном тракте и принятой за 100%. Гаммарусы оставались целыми и лишь некоторые становились более прозрачными. В желудке много сока; pH = 7,27. pH верхнего раздела кишечника равен 7,2, нижнего—8,01.

Через 3 часа. Пища имеется в желудке и в верхнем разделе кишечника (табл. 13). Белковые части гаммарусов подверглись уже разрушению, но хитиновые остались целыми. Потеря в весе пищи

равна 18%. Окраска гаммарусов коричневато-зеленого цвета, некоторых же, лежащих ближе к стенкам желудка,—оранжевого цвета. В желудке много сока, pH его равен 7,55—7,74 (определено у 4 камбал). В пустых отделах кишечника масса сока. pH = 7,67 8,41 в верхнем разделе кишечника, в нижнем pH = 8,16—8,59.

Через 10 часов. Желудок, верхний и нижний разделы кишечника наполнены пищей, причем гаммарусы в верхнем и нижнем разделах пустые и лишь в некоторых сохранились остатки мышечных структур. Желудок набит пищей, сока мало. Гаммарусы, прилегающие к желудочной стенке, красновато-оранжевого цвета, лежащие внутри всего пищевого комка—зеленовато-коричневого цвета; некоторые же гаммарусы, лежащие близ желудочной стенки, наполовину оранжевого, наполовину зеленого цвета. pH желудочного сока равен 5,84—6,66. Кишечник, содержащий уже разрушенную пищу, имеет pH в верхнем разделе 7,62—7,92, в нижнем—7,68—7,91. Потеря в весе пищи равна 40%.

Через 20 часов. В желудке имеются незначительные остатки пищи, pH желудочного сока равен 4,35. Пища имеется в нижнем разделе кишечника. pH содержимого верхнего раздела кишечника 6,98, в нижнем разделе кишечника, где много пищи, pH=7,85, в заднем участке нижнего раздела много пищи.

Через 24 часа. У двух камбал из пяти с небольшим первоначальным наполнением (0,58 и 2,38 г) кишечный тракт пуст совершенно. У обеих камбал первый выход экскрементов обнаружен через 15—18 часов. У трех других камбал с значительным наполнением весь кишечный тракт был заполнен пищей. Гаммарусы были прозрачные, пустые, при погружении в воду всплывали. В желудке незначительные остатки пищи, pH = 4,26—4,49. pH верхнего раздела кишечника равен 7,64—7,9, pH нижнего раздела равен 8,05—8,38, pH заднего отрезка, где много каловых масс, равен 8,5 (pH определен у 5 камбал).

Через 36 часов. У одной камбалы из трех с наполнением 1,25 кишечный тракт пуст. У двух других камбал с наполнением 2,32, 2,42% наблюдается полная эвакуация желудка; пища главным образом сосредоточивается в нижнем разделе кишечника. Гаммарусы пустые. Потеря в весе 78,11%. В желудке сока мало, pH = 5,97—6,78. В верхнем разделе кишечника сока мало, pH = 7,63—8,40. В нижнем разделе сока много, pH = 7,67—8,66.

Через 46 часов. У одной камбалы из пяти с наполнением 0,58 кишечник пуст. У четырех остальных камбал с наполнением 3,77—4,5% имеются остатки пищи в нижнем разделе и заднем отрезке его. Гаммарусы окружены каловыми пленками. Потеря в весе 85,6%.

В желудке сока мало, pH = 5,53—7,36. pH верхнего раздела кишечника равен 8,31—8,88. pH нижнего раздела кишечника равен 8,206—8,78. pH заднего участка нижнего раздела равен 8,46—8,40 (pH определен у 5 камбал).

Через 60 часов. Кишечный тракт пуст совершенно. Все вышеописанные опыты сведены в табл. 12.

Из таблицы 12 видно, что при питании гаммарусами пища недолго задерживается в желудке камбал. Через $1^1/_2$—3 часа часть ее переходит в верхний раздел кишечника. В одном опыте при максимальном наполнении в аквариальных условиях (4,13%) уже через $1^1/_2$ часа 37% всей пищи перебросилось в верхний раздел кишечника. Через 3 часа при наполнении 1,78% в кишечник переходит около 13% имеющейся в наличии пищи.

Таблица 12. Разрушение пищи в кишечнике камбалы при питании гаммарусами

№ рыбы	L в см	Пол и зрелость	Продолжительность жора	% наполнения	Длительность переваривания	% потери в весе пищи
19	28	♀ II	10 мин.	1,72	1/2 час.	0
18	23	♀ II	15 „	1,28	1/2 „	0
1	25	—	15 „	3,38	1/2 „	0
22	26	♀ II	30 „	4,19	1 1/2 час.	9,72
9	23	♂ II	30 „	2,87	3	—
60	23	♂ II	1 час	1,8	3	34,16
10	22	♀ II	1 „	1,62	3	11,45
58	27	♀ II	1 „	1,04	3	11,76
21	24	♂ текуч.	3 „	3,53	5	30,97
33	21	♂ II	15 мин.	3,7	10	40,48
31	27	♀ II	30 „	1,6	10	23,31
26	27	♂ II	1 час	1,98	24	100
29	29	♂ II	30 мин.	0,58	24	100
28	23	♂ II	1 час	2,57	24	63,38
27	24	—	1 „	4,76	24	86,07
30	22	—	20 мин.	3,36	24	72,8
35	26	♂ II	1 час	1,2	28	88
11	22	—	1 „	3	31	97
7	21	♀ II	30 мин.	1,25	36	100
2	23	♂ II	30 „	2,32	36	75
16	22	♂ II	15 „	2,42	36	60
57	21	♂ II	30 „	0,57	48	100
14	24	♂ II	30 „	1,18	48	90
17	21	♂ текуч.	15 „	3,77	48	74,22
3	21	♂ II	30 „	4,5	48	83
13	25	♂ II	30 „	4,5	48	81
60	21	♂ II	3 часа	4,42	60	100

Таблица 13. Распределение пищи в кишечнике камбалы при питании гаммарусами

Длительн. переваривания в часах	Колич. опытов	Средний % наполнения	Наличие пищи в кишечном тракте в %				% потери в весе
			желудок	верхний раздел кишечника	нижний раздел кишечника	задний участок кишечника	
1/2	3	2,13	100	—	—	—	0
1 1/2	1	4,19	63	37	—	—	9,72
3	4	1,78	86,22	13,18	—	—	18,76
5	1	3,53	56	32,69	11,31	—	30,97
10	2	4,27	66,34	27,19	6,47	—	40
20	1	3,1	3,62	—	61,14	35,24	56,33
24	5/2[1]	2,72	20,99	8,66	47,35	23	84,45
28	1	1,2	—	—	—	100	88,18
31	1	3	—	—	—	100	97,60
36	3—1	1,49	—	21,02	69,4	9,58	78,11
48	5—1	2,9	—	4, 3	55,51	40,19	85,6
60	1	4,42	—	—	—	—	100

Из приведенных материалов видно, что к 24 часам в желудке остается немного пищи, к 36 часам, как правило, при любом наполнении происходит полная эвакуация желудка. Пища, попадая в верхний раздел кишечника, задерживается здесь недолго и переходит в нижний раздел.

Разрушение гаммарусов идет за счет белковых частей, хитиновая шкурка остается целой. Разрушение пищи начинается в желудке. Через 3 часа наблюдается в среднем около 18% переваривания.

[1] Количество опытов с пустыми желудками.

К 24 часам процент потери в весе равен 84,45. К концу вторых суток дальнейшая потеря веса незначительна, так что наиболее эффективное переваривание (потеря в весе) происходит за первые сутки.

II. ПИЩЕВОЙ МАТЕРИАЛ—MYTILUS EDULIS и TELLINA BALTICA

В связи с тем, что камбала очень неохотно потребляла в аквариуме моллюсков, было трудно учесть время жора. В табл. 14 в графе „длительность жора" указана длительность пребывания пищи в аквариуме. Камбала предпочитала мидий размером в 0,4—0,7 мм, мидий большего размера подопытные камбалы не брали. Попытка давать мидий вместе с песком не увенчалась успехом. Камбалам № 44 и № 48 даны теллины; камбала № 44 поглотила в течение 10 минут 96 экземпляров, камбала № 48 лишь на 3—4-й час пребывания корма в аквариуме съела 61 экземпляр. Размеры их были от 0,6 до 0,7.

а) Продвижение пищи по кишечному тракту и морфологическое разрушение ее

1. Пища—Mytilus edulis

Через 3 часа после кормления. Желудок и верхний раздел кишечника набиты мидиями, часть их совершенно целая, часть с одной разрушенной створкой. В верхнем разделе кишечника пустых раковин больше, чем целых животных. Сока в желудке много, но не в изобилии: pH в желудке равен 5,08, pH в верхнем разделе кишечника равен 8,49, pH в нижнем разделе равен 8,64.

Через 14 часов в желудке в верхнем разделе кишечника обнаружены разрушенные раковины мидий с остатками тела животного, максимальное количество пищи находится в нижнем разделе кишечника. Каловые массы состоят из осколков раковин мидий.

Через 16 часов желудок и верхний раздел кишечника пусты, пища имеется в нижнем разделе кишечника и в заднем отрезке его, Створки мидий разрушены. Тело моллюсков переварено.

2. Пища—Tellina baltica

Через 24 часа желудок пуст, наибольшее количество пищи находится в заднем отрезке нижнего раздела кишечника. Раковины разрушены. Пища желудочным соком смочена хорошо. В желудке, когда сока много, pH его равен 6,71; pH содержимого верхнего раздела кишечника равен 7,93—8,11, pH нижнего равен 7,9—8,17.

К 48 часам происходит полная эвакуация кишечного тракта.

Таблица 14. Разрушение пищи в кишечнике камбал при питании—Mytilus edulis

№ рыбы	L в см	Пол и зрелость	Длительность жора в часах	% наполнения кишечника	Длительность переваривания в часах	% потери в весе пищи
52	22	♂ II	2	2,72	3	20,8
45	22	♂ II	8	0,92	14	46,43
39	26	♀ II	9	1,25	14	77,14
46	20	♂ II	12	2,5	13	55,24
49	21	—	8	0,82	16	34,78
43	21	♂ II	9	1,4	16	85,92
53	25	♀ II	4	0,59	20	97,47
47	26	♂ II	4	0,5	22	72,28
48[1]	21	—	4	3,84	24	86,25
44[1]	24	♂ II	0,25	3,89	24	86,64
40	22	—	3	0,62	43	100
57	24	—	5	0,14	48	100
58	22	♂ II	3	2	50	100
56	23	♂ II	6	0,63	60	100

Опыты с моллюсками показали, что пища еще быстрае, чем при питании гаммарусами, перебрасывается из желудка в кишечник и через три часа уже 53,91% (табл. 14) всей пищи перебрасывается в верхней раздел кишечника. К 16 часам наблюдается полная эвакуация не только желудка, но и верхнего раздела кишечника.

Таблица 15. Распределение пищи в кишечнике камбал при питании Mytilus edulis

Длительность переваривания в часах	Колич. опытов	Средний % наполнения	Наличие пищи в кишечном тракте в %				% потери в весе пищи
			желудок	верхний разд. кишечника	нижний разд. кишечника	задний участок кишечника	
3	1	2,72	46,09	53,91	—	—	20,8
14	3	1,56	6,6	9,28	79,65	4,47	59,59
16	2	1,11	—	—	57,85	42,15	60,73
20	1	0,59	—	—	—	100	—
22	1	0,50	—	—	100	—	—
44	2	3,82	—	12,16	37,84	50	—
48	2	0,38	—	—	—	—	100
60	1	0,63	—	—	—	—	100
50	1	2	—	—	—	—	100
	14						

Разрушение пищи начинается в желудке. Но пища, оставаясь в желудке только 14 часов, не успевает разрушиться до конца; поэтому и в кишечнике при попадании туда пищи продолжается интенсивное разрушение морфологических структур пищевого объекта. И к концу вторых суток кишечник освобождается от пищи. Учитывая неточность учета длительности жора, скорость эвакуации кишечного тракта получена приближенно, но само продвижение пищи по кишечному тракту говорит о том, что эвакуация кишечного тракта при питании моллюсками происходит быстрее, чем при питании гаммарусами ($2^1/_2$ суток).

Повторное кормление[1]

Описанные выше серии опытов ставили своей задачей выяснить полную эвакуацию желудка и кишечника.

В естественных условиях этот процесс имеет место довольно часто. У трески в декабре на Медвеженской банке найдено 43% пустых желудков (данные группы питания Вниро).

Важно было установить, через какой период и чем обусловлен вторичный прием пищи. На основании характера переваривания можно с большей долей вероятности предположить, что рыба (типа бычка с резко обособленным желудком) обязательно возьмет новую порцию после окончания эффективного переваривания. На основании же процента разрушения пищевого комка можно будет сказать, что после первых и вторых суток рыбы вполне могут принимать новые порции пищи. Величина новой порции зависит от процента наполнения желудка и степени разрушения первоначальной порции.

В наших опытах при соблюдении всех указанных (в главе о методике) условий бычков кормили пертуями (кормление естественное)

[1] При повторных кормлениях считалось, что в среднем за сутки переваривается 25%, через 2 суток—50% и т. д. Из среднего возможного процента разрушения высчитывался весь остаток пищевых комков с учетом времени переваривания и прибавлялся к весу новой порции, отсюда и высчитывался настоящий процент наполнения.

и затем к ним же подпускали живых пертуев различных размеров. Постоянным наблюдением устанавливалось, когда тот или иной бычок захватывал новую добычу. Вскрытие производилось после повторных приемов в разные сроки. Опыты с повторным кормлением проведены на 10 бычках. Приводим протоколы некоторых опытов с наибольшим числом повторных кормлений.

1. Бычки

Бычок № 61. Длина 26 см; вес 293 г.

Пойман 20.IX, голодал до 26-го числа. Реакция желудочного сока нейтральная.

26.IX в 11.30 к нему подпустили первую порцию пищевых пертуев. Табл. 16 показывает время дачи новых порций и вторичный прием. Подчеркнутые пертуи сайды съедены бычком.

Во время опытов температура колебалась от 6 до 8°, соленость—33,78, кислород 93% (табл. 16).

Процент наполнения после 1 кормления—14,3. Вторая порция была принята через 1 сутки $3^1/_2$ часа, и процент наполнения вместе с остатками от первого кормления равнялся 18,9. После третьего приема пищи через 3 суток после первоначального и через 2 суток после второго кормления процент наполнения равнялся 11,4. После 4-й порции процент наполнения равнялся 10,5 г. После четвертого приема пищи через 5 суток после первоначальной порции и через 2 суток после последней порции в желудке имеется пищи:

От 1-й	порции	осталось через	5	суток	3,7 г	9%
„ 2-й	„	„	4	„	3,6 „	15%
„ 3-й	„	„	2	„	5,5 „	50%
„ 4-й	„	„	0	„	14 „	100%

Всего 26,8 г, т. е. 10,3% наполнения

Пятый прием через 1 сутки после последнего и через 6 суток после первого приема. В желудке имеется пищи:

От 1-й	порции	осталось через	6	суток	0 г
„ 2-й	„	„ „	5	„	2,16 „
„ 3-й	„	„ „	3	„	2,75 „
„ 4-й	„	„ „	1	„	10,5 „
„ 5-й	„	„ „	0	„	13,0 „

Всего 28,31 г, 9,65% наполнения

Процент наполнения после пятого приема пищи равняется 9,65.

Через 2 суток после пятого кормления бычок вскрыт (рис. 22). Предварительно был произведен теоретический расчет остаточных весов от съеденных пертуев. Процесс переваривания без перерыва продолжается 8 суток; первая и вторая порции должны были быть совершенно переварены.

Таблица 17

Длительность переваривания	№ порции	Теоретический вес остатка в г	Фактический вес остатка в г	Теоретический % переваривания	Фактический % переваривания
5 суток	3	1	4,58	90	55,9
3 „	4	3,5	7,6	75	45,7
2 „	5	6,55	9,95	50	29,4

Таблица 16

Кормление бычка						Прием корма бычками				Результаты вскрытия				
№ кормления	дата	часы	вид пищи	L в см пищевых рыб	вес в г пищевого объкта	дата	часы	количество	вес г	дата	продолжительность переваривания порций	суммарный % наполнения	вес остатк в пищи	% переваривания
I	26.IX	11.30	Сайда " "	13 12 13	24 15 18	26.IX	11.30	2	42		1 порция 8 с. 3 ч.	14,3	0	Отдел. порций 100
II	27.IX	11	" " "	10 12 10	7 15 9	27.IX	15	2	24	4.X 15 ч.	2 " 7 с.	18,7	0	100
III	28.IX	12	" "	11 12	11 14	29.IX 1.X	10 10	1 1	11 14		3 " 5 с. 5 ч. 4 " 3 с. 5 ч.	11,7 10,3	4,85 7,6	55,9 45,7
IV	2.X	15	" "	10 11	7 13	2.X	15	1	13		5 " 2 с.	9,65	9,95	23,4

Таблица 20

Кормление трески				Прием пищи			Результаты вскрытия					
дата	часы	количество	вес в г	дата	часы	количество	вес в г	дата	продол. перевар.	вес остатка каждой порции	% наполнения	% переваривания
3.X	15	50	3,49	3.X	16	31	2,16	5·X	2 суток	0,21	4,6	90,2
4.X	15	19	1,33	4.X	16	15	1,2	16.30	1 сут.	0,47	—	60,8
5.X	15	5	0,2	5.X	16	1	0,05		30 мин.	Совершенно целый гаммарус		

Таблица 21

Кормление камбалы					Прием пищи				Вскрытие						
												Наличие пищи в кишечнике			
дата	часы	вид пищи	колич. пищи	вес в г	дата	часы	количество	вес в г	дата	часы	длительность переваривания последней порции в час.	желудок	верхний раздел кишечника	нижний раздел кишечника	задний участ. нижнего раздела кишечника
Камбала № 66															
2.X	17	Gammarus lacusta	100	6,75	3.X	10	44	2,72							
3 X	14½		100	5,83	3.X	18½	33	1,90							
4.X	13		100	7,40	4.X	15	30	1,63							
5.X	15		100	4,13	5.X	18	45	2,87	6.X	11½	17½	—	0,14	0,16	0,16
Камбала № 67															
2.X	18		200	15,85	2.X	22	68	3,74							
3.X	12		105	9,35	3.X	15	Пищи не приняла								
3.X	18		150	9,51	4.X	11	50	3,58							
4.X	13		125	5,35	4.X	15	15	0,75	4.X	18	72	20 экз.	1	0,6	0,25
Камбала № 50															
18.X	13		100	4,91	18.IX	16	80	3,58							
19.X	12		100	4,48	19.IX	14	50	2,25							
20.X	11		100	5,40	20.IX	14	49	2,61	21.IX	15	25	1,04	Пуст	Пусто	Незначительные остатки

При вскрытии оказалось, что от первых двух порций нет никаких следов.

Прямое взвешивание последующих порций дало значительные расхождения с предполагаемыми процентами переваривания (табл.17.) Процент разрушения гораздо меньший, чем мы предполагали, и превышает возможную ошибку. Такое замедление переваривания можно объяснить поступлением новых порций, которые увеличивали процент наполнения. Часть желудочного сока связывалась с новой порцией и инактивировалась щелочными покровными тканями. Кроме того, при вскрытии оказалось, что последующие порции охватывали кольцом предыдущие, и тем самым к ним сокращался доступ активного желудочного сока.

2. Треска — пищевой материал гаммарусы

На треске имеется только 4 опыта с повторным кормлением. В этих опытах первичное наполнение было значительным. В двух случаях треска через 1 сутки отказалась от вторичного приема пищи. В одном случае треска взяла очень небольшое число гаммарусов.

На 4-м опыте мы остановимся подробно. Треска № 18; L 18 мм, вес 47 г. Выдерживалась без пищи 6 дней.

3.X треска охотно брала гаммарусов. 4.X дан снова корм, она захватила из 19 15 штук. 5.X дан корм, она берет, но сейчас же выбрасывает. При вскрытии желудок оказался заполнен до пищевода.

По расположению пищи намечалось три слоя: 1 слой—перетертая красная масса в пилорической части желудка, II слой -полупереваренные гаммарусы, размягченные и уже красные в передней части желудка вплоть до пищевода, и, наконец, III слой– один целый аммарус зеленого цвета у самого пищевода.

Эти слои соответствовали трем кормлениям; их удалось разделить и взвесить отдельно и установить процент переваривания каждой порции отдельно (табл. 20).

Процент переваривания определен с некоторой ошибкой, так как часть наиболее мелко разрушившихся гаммарусов второй порции могла войти в первую. Оказалось, что первая порция переваривалась на 90%, вторая—на 60%.

Значительное наполнение желудка мешало треске взять новую (третью) порцию.

3. Речная камбала

В опытах с кормлением камбалы на голодный желудок мы установили характер переваривания и сроки эвакуации кишечного тракта. Опыты с повторным кормлением имели своей целью выяснить, отражается ли голодовка на времени переваривания и как скоро после первого приема пищи камбала может вновь захватить пищу.

Подопытная рыба отсаживалась в аквариум, и ей в течение 2—3 дней давались определенные навески пищи (гаммарусы), и потом после последнего кормления камбала вскрывалась через определенное время.

Когда гаммарусов пускали в аквариумы через 5—6 часов после предыдущего кормления, камбала к пище не притрагивалась. Вот почему потом пища давалась через 15 - 20 часов, и камбала, как правило, начинала жор. Время это приблизительно совпадает с временем выбрасывания первых порций пищи из желудка в кишечник.

Первые опыты через небольшие промежутки времени (3, 5 и 17 часов) показали, что весь кишечный тракт наполнен пищей (табл. 21).

но отнести ту или иную порцию пищи к тому или иному кормлению невозможно.

Что касается окончательного срока эвакуации кишечника камбал при повторном питании, то вскрытия через 24 и 36 часов от начала кормления показали, что к этому времени наблюдается полное освобождение кишечника. Имеется некоторое ускорение переваривания, но материал невелик и требует проверки.

Выводы

I. У исследованных объектов мы наблюдали различия в структуре кишечного тракта и наряду с ними характерные особенности в протекании пищеварительных процессов:

1) у бычков, трески, сайды желудок обособлен и разрушение пищевого комка происходит только в желудке;

2) у камбал диференцировка в кишечном тракте выражена слабее и разрушение пищевого материала идет во всем кишечном тракте.

II. Длительность переваривания зависит от следующих моментов:

1) от качества пищи;

2) от возраста подопытного объекта;

3) от величины пищевого комка.

1. Качество пищи. У хищников (бычки, треска, сайда) при питании рыбой переваривание длится около 6 суток, причем в первые 3—$3^1/_2$ суток проходит фаза эффективного разрушения пищевого материала, когда разрушается 75—80% пищевого комка. При питании гаммарусами общее переваривание длится около 3—$3^1/_2$ суток, длительность эффективного переваривания равняется $1^1/_2$—2 суткам, когда разрушается 90% всей пищи.

У камбал полная эвакуация кишечника при питании гаммарусами длится около $2^1/_2$ суток, при питании моллюсками—около 2 суток.

2. Возраст подопытного объекта. У молодых экземпляров переваривание идет быстрее, чем у взрослых.

3. Величина пищевого комка. У объектов одной возрастной категории переваривание проходит быстрее при меньшем наполнении.

III. Характер переваривания.

а) Желудок.

При введении в желудок пищи наблюдается выделение желудочного сока. Морфологическое разрушение пищевого комка происходит постепенно с его поверхности. Перемешивания пищи в первые сутки не происходит. У бычков, трески при питании рыбой свободный сок в желудке имеется в значительном количестве. У сайды (молодь) пищевой объект смочен слабо. При питании гаммарусами в желудке свободный сок не удается определить. У камбалы во время пищеварения свободного сока всегда много.

б) Кишечник. У бычков, сайды, трески пища из желудка перебрасывается в кишечник в совершенно разрушенном виде. Морфологические части невооруженным глазом почти не различимы. У камбалы пища из желудка очень часто перебрасывается в кишечник в совершенно целом виде, и в кишечнике подвергается дальнейшему, но не полному разрушению.

Изливающийся сок в желудке всегда имеет кислую реакцию. Вновь принятый пищевой объект может изменить реакцию желудочного сока в сторону защелочения. Величина и длительность активного изменения реакции зависят от качества пищи. В кишеч-

нике реакция во время пищеварения щелочная, амплитуда колебаний по сравнению с желудком незначительная, но отвечает колебаниям в желудке.

IV. Повторное кормление. Срок вторичного приема пищи зависит от величины первоначального наполнения, быстроты разрушения пищевого комка, а также от характера и величины последующей порции.

Бычки принимали вторичные порции через одни, иногда через двое суток (питание рыбное). Треска вторичные порции принимала через одни сутки, камбала—через 14—15 часов (питание гаммарусное). Вторичные порции задерживают разрушение первичных порций пищи.

Выражаем глубокую благодарность проф. Х. С. Коштоянцу, консультацией которого мы пользовались при обработке материала, и Г. С. Карзинкину, ценные указания которого помогли нам при обработке материала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Карзинкин Г. С., Труды Лимнологической станции в Косине, вып, 15, 1932.—2. Scholz, Zeitschr. f. Fischerei, B. 30, H. 4, 1932.—3. Hubner, Fischwirtschaft Bautzen, 1905.—4. Walter, Der Hecht Neudamm, 1906.—5. Smolian, Ein Fischereilehrgang, Stuttgardt, 1928—1931.—6. Nicholis-John. Contrib. Conad. Biol. a. Fish., V. 7, 1931.—7. Vonk, Die Verdauung bei den Fischen.—8. Коштоянц и Коржуев, Fermentforschung, B. 14, H. 2, 1934.—9. Scheuring L., Zeitschrift für Fischerei und der kel. Wissenschaft., B. 26, 1928.—10. Biddermann, Die Aufnahme Verarbeitung und Assimilation der Nahrung, Winterstein Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 2.—11. Bleik, Journ. of Morph. and Physiol., V. 50, № 1, 1931.—12. Материалы по питанию рыб Баренцова моря. Доклады первой сессии Государственного океанографического института, 4, 1931.—13. Stirling, The Journal of Anatomy and Physiology normal and pathology, V. 18, 1884.—14. Armine Alley, Biology and Fisheries, V. VIII, № 16—17, 1933.

THE RATE OF DIGESTION IN MARINE FISHES

by A. Karpevitch and E. Bokoff

Summary

The work on the rate of digestion in Cottus scorpius, Gadus callarius, Gadus virens and Pleuronectes flesus was carried out at the Murman Biological Station in the summer of 1933. The enumerated objects were kept in aquaria till the complete evacuation of the intestinal tract, being fed afterwards with living food objects they are in the habit of feeding upon under normal conditions. The brood of the Cod-fish and Gadus saida (one and two years old) and that of Gammarus lacusta were used as food material for Cottus scorpius, Gadus callarias and Gadus virens, while Gammarus lacusta, Mytilus edulis and Tellina baltica served to feed Pleuronectes flesus. The animals fed were dissected after the lapse of different intervals and the degree of destruction of the food lump was determined.

Some differences in the morphological structure of the intestinal tract are found to exist in experimental objects: (1) C. scorpius, G. callarias and G. virens have a large, sharply differentiated stomach, well developed piloric appendages and relatively small intestines. (2) The stomach of the Plaice (P. flesus) is but slightly differentiated and of a small volume in comparison with intestines. The morphological structure of

the latter puts also a stamp on the character of digestion. In the former objects the whole destruction of food takes place in the stomach, while into the intestines there gets a completely ground mass. In P. flesus food does not undergo grinding in the stomach and food objects pass into intestines, retaining their own structure, for even in fecal masses whole skins of Gammaridae as well as shells of food molluscs may be detected. The kind of food, the age of experimental animals together with the size of the food lump, influence the rate of digestion. In G. callarias, G. virens and C. scorpius, when fed with fish, the digestion lasts in mature individuals nearly six days, in two and three years old ones (G. virens and G. callarias) about five days. When fed with Gammarus locusta the digestion in the above species comes to an end within 3—3$^1/_2$ days. In the Plaice, fed with Gammaridae, the digestion goes on for about 2$^1/_2$ days, being of two days duration when molluscs are used as food. In objects of the same age a small quantity of food is digested more rapidly than a food lump of maximum value.

The destruction of the food lump does not proceed at an equal rate during the whole time of digestion. Two phases are to be observed in the latter:

(1). The phase of «effection» digestion that in rapacious fishes (C. scorpius, G. virens and G. callarias) occupies the first 3—3$^1/_2$ days, during which time from 75% (fish feeding) to 90% of the whole food become destroyed. Destruction overtakes mostly muscles and some other easily digested parts.

(2). The phase of «residual» digestion which lasts the remaining 2—2$^1/_2$ days. At this time parts, difficult to digest, the bones get soft otolites etc., get destroyed.

When food is introduced into the stomach, the secretion of juice may be observed. In fishes with a sharply differentiated stomach the ejected gastric juice shows a strong acid reaction of pH = 3. During the first hours of digestion the alkaline integuments of food objects alkalify the ejected gastric juice, this period of alcalification, when fish is used in food, is rather short (about 7—10 hours) and at its termination digestion proceeds at the reaction with pH = 3—4. When food consists of Gammaridae, the gastric juice reaction reaches strong acid values of pH = 3 only by the end of digestion. In the Plaice, the digestion after a period of sharp alkalification (the stomach reaction reaches pH = 7,7) proceeds at a slow acidulation, the reaction taking place at pH=5,5 towards the end of digestion. In the intestines of our objects there was observed an alkaline reaction in the course of digestion. The rate of food destruction in experimental animals being established, they were given several secondary portions. C. scorpius, with stomach well filled, took the second portion in one or even in two days (fish feeding). The Cod-fish (G. callarias) did the same in twenty four hours, when fed with Gammaridae, the Plaice under similar conditions—within 14—15 hours.

The time of taking the second portion of food depends upon the size of the primary filling (in the case of the first portion failing to attain maximum, the animal can take food at any time till the maximum filling of the stomach), upon the rate of the food lump destruction as well as upon the character and size of the next portion. With stomach well filled, fish can seize a food object of small size only, otherwise it will be thrown out by the animal out of sheer impossibility of its getting into the stomach.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

ЗНАЧЕНИЕ ГУМОРАЛЬНОЙ СРЕДЫ И ПРОНИЦАЕМОСТИ ТКАНЕЙ В ЯВЛЕНИЯХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ

А. А. Войткевич

Из отделения эндокринных факторов развития (зав. отделением В. Ф. Ларионов) Института экспериментального морфогенеза (дир. Р. И. Белкин)

Факт взаимодействия регенерирующих органов установлен на представителях различных классов позвоночных и беспозвоночных животных. Явление это заключается в том, что протекающие одновременно процессы регенерации ткани и отдельных органов до определенного предела взаимно стимулируют друг друга. Бо́льшая часть экспериментального материала, относящегося к затронутому вопросу, получена на амфибиях. Специальные опыты на птицах позволили нам (Ларионов, Войткевич и Новиков) установить такие же закономерности и в явлении регенерации оперения. Механизм взаимодействия между регенерационными участками до сих пор остается неясным. Предпринятые в этом направлении исследования еще не дали исчерпывающих результатов. По отношению к явлениям физиологической регенерации, в частности к регенерирующим перьям, нами была установлена возможность осуществления взаимодействия через кровяное русло, поскольку вытяжки из ткани растущих пеньков стимулируют развитие перьевых зачатков (Войткевич, 3). Подобные данные, разумеется, позволяют сделать лишь ограниченные выводы о том, что активные вещества, находящиеся в молодых перьях, могут переноситься током крови. Наряду с этим, однако, было установлено, что регенерация относительно большого количества перьев на одном крыле не оказывает заметного влияния на рост перьев другого крыла. С другой стороны, с увеличением числа рядом развивающихся перьев эффект стимуляции возрастает. Эти обстоятельства показывают, что факторам общего характера нельзя приписывать исключительного значения, и известную роль, очевидно, играют и местные, локальные влияния. Можно предположить, что образующиеся в развивающихся перьях активные вещества в зависимости от степени проницаемости ткани выходят за пределы пеньков и оказывают влияние на соседние перья, действуя на ограниченном расстоянии. Отдиференцировать друг от друга тот и другой тип воздействия и оценить их относительное значение представляет нелегкую задачу. Тем не менее можно наметить ряд экспериментов, результаты которых позволяют сделать некоторые заключения.

При допущении доминирующего значения влияний гуморального типа следует, в частности, ожидать, что эффект стимуляции одних регенерирующих перьев на другие не будет изменяться в зависимо-

сти от расстояния. В случае же главной роли локального воздействия, напротив, вполне естественно предположить, что чем ближе друг к другу находятся развивающиеся перья, тем больше должна быть стимуляция регенерации, а с увеличением расстояния положительный эффект должен падать. Решение указанного вопроса можно достичь путем изменения расстояния между регенерирующим пеньком и перьями.

Два опыта этого типа были поставлены на голубях, разделенных на 7 серий по 4 птицы в каждой[1]. Объектом наблюдений служили регенерирующие маховые второго порядка (опыт 1) и верхние кроющие этой же партии (опыт 2). Одно крыло каждого голубя являлось контрольным, другое—опытным. В первых четырех сериях варьировалось расстояние между двумя одиночными перьями, в трех остальных—между двумя парами перьев. На контрольных крыльях птиц всех серий удалялись два или же четыре средних пера. На опытных крыльях выдергивались те же перья или между ними оставались нетронутыми два, четыре и шесть перьев. Иллюстрацией постановки отдельных серий служит табл. 1.

Таблица 1. Схема опытов 1 и 2[2]. о—перья, оставленные нетронутыми, х—регенерирующие перья

№ серии	№ перьев (контрольное крыло)										№ перьев (опытное крыло)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	о	о	о	о	х	х	о	о	о	х	о	о	о	о	х	х	о	о	о	о
II	о	о	о	о	х	х	о	о	о	о	о	о	о	х	о	о	х	о	о	о
III	о	о	о	о	х	х	о	о	о	о	о	о	х	о	о	о	о	х	о	о
IV	о	о	о	о	х	х	о	о	о	о	о	х	о	о	о	о	о	о	х	о
V	о	о	о	х	х	х	х	о	о	о	о	о	о	х	х	х	х	о	о	о
VI	о	о	о	х	х	х	х	о	о	о	о	о	х	х	о	о	х	х	о	о
VII . . .	о	о	о	х	х	х	х	о	о	о	о	х	х	о	о	о	о	х	х	о

Результаты указанных двух опытов последовательно приведены в табл. 2 и 3.

При анализе результатов опыта 1 (табл. 2) обращает на себя внимание отсутствие разницы в регенерации двух и четырех перьев (ср. I и V серии), которую следовало ожидать на основании данных предыдущих опытов. Объясняется это, повидимому, особенностями топографии маховых второго порядка, которые расположены на относительно большом расстоянии друг от друга, и характеризуются наличием мощного мышечного слоя между отдельными перьями. Действительно, в опыте 2, где регенерация изучалась на кроющих, явление стимуляции наблюдается (ср. I и V серии). Это подтверждает вывод нашей предыдущей работы (Ларионов, Войткевич и Новиков), где было показано, что регенерация четырех рядом сидящих перьев происходит раньше, чем двух. Сравнение цифровых данных, относящихся к опытным и контрольным крыльям во всех сериях, позволяет сделать вывод, что эффект взаимодействия зави-

[1] В данных во всех дальнейших опытах количество птиц в серии составляло 3—5 особей.

[2] В схеме условно указаны лишь 10 перьев на каждом крыле.

Таблица 2. Рост маховых второго порядка (в процентах к длине пера предыдущей генерации) в зависимости от расстояния между ними [1].

Опыт 1

Дни от начала опыта	I серия		II серия		III серия		IV серия		V серия		VI серия		VII серия	
	контроль 5,6	опыт 5,6	контроль 5,6	опыт 4,7	контроль 5,6	опыт 3,8	контроль 5,6	опыт 2,9	контроль 4,5,6,7	опыт 4,5,6,7	контроль 4,5,6,7	опыт 3,4,7,8	контроль 4,5,6,7	опыт 2,3,8,9
11	2,6	2,7	3,2	2,2	2,4	1,9	1,8	1,0	3,3	4,0	1,2	1,2	1,9	1,8
14	18,3	19,1	17,7	15,8	19,0	15,3	19,3	16,6	18,0	19,7	17,8	16,3	17,3	16,2
17	33,4	32,4	35,0	33,4	33,7	32,7	34,6	32,1	36,9	36,5	34,4	33,4	32,9	31,8
21	57,5	58,3	54,8	55,5	58,0	57,3	58,2	58,0	60,9	61,9	57,0	55,8	54,6	53,7
24	75,8	75,1	72,6	73,7	75,7	76,8	75,5	78,3	79,5	79,9	73,0	75,5	73,6	72,2
28	89,4	90,1	89,7	88,5	93,1	94,6	96,7	97,5	98,3	101,1	95,0	94,2	93,8	91,8

Таблица 3. Рост кроющих второстепенных маховых в зависимости от расстояния между регенерирующими перьями (данные в процентах к длине предыдущей генерации) [1]

Опыт 2

Дни от начала опыта	I серия		II серия		III серия		IV серия		V серия		VI серия		VII серия	
	контроль 5,6	опыт 5,6	контроль 5,6	опыт 4,7	контроль 5,6	опыт 3,8	контроль 5,6	опыт 2,9	контроль 4,5,6,7	опыт 4,5,6,7	контроль 4,5,6,7	опыт 3,4,7,8	контроль 4,5,6,7	опыт 2,3,8,9
6	5,3	6,6	6,3	7,2	7,7	7,3	6,0	5,7	8,8	9,2	9,0	8,7	8,3	8,6
8	14,9	15,9	16,4	15,4	17,6	17,0	15,4	14,7	20,0	19,2	19,7	18,4	18,0	17,7
12	35,9	36,7	38,8	38,0	39,1	39,1	36,0	37,0	42,7	42,0	42,1	41,2	39,2	40,4
16	58,5	58,9	62,7	61,5	60,8	59,4	59,3	59,1	65,4	64,3	64,8	63,5	61,2	62,4
20	76,2	76,8	80,2	78,0	79,1	76,1	76,8	76,8	82,6	81,5	81,7	80,9	78,9	80,1
24	87,9	87,3	90,4	90,1	90,1	89,2	87,1	86,9	91,0	91,3	91,4	90,7	90,0	92,0
27	94,2	94,8	94,2	95,5	94,0	93,3	92,4	97,2	96,0	96,6	95,7	94,8	96,0	97,1

[1] В этом случае, как и во всех последующих опытах с кроющими перьями измерения производились от оснований перьев, так как последние достаточно ясно видны через тонкие стенки сумок. Полученные цифры суммировались по сериям путем вычисления среднего арифметического, относившегося в процентах к общей длине перьев предыдущей генерации.

сит только от количества регенерирующих перьев, расстояние же между ними не отражается на результате.

Чтобы сделать этот вывод более безупречным, по существу тот же опыт был повторен в несколько иной вариации. Избрав постоянный, т. е. находящийся на одном и том же месте, „детектор“, мы располагали источник стимуляции на различном от него расстоянии. У всех птиц удалялось одно и то же перо № 2 (считая от края крыла), рост которого служил индикатором. В первой серии, являющейся контролем, регенерировало только это одно перо. В остальных сериях активировался рост других четырех перьев на различном от „детектора“ расстоянии, что представлено в виде схемы в табл. 4.

Таблица 4. Схема опыта, в котором изучалось влияние меняющего свое место „индуктора“ на постоянный „детектор“

о—перья, оставленные нетронутыми, х—удаленные перья, у—„детектор“

№ серии	№ перьев									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	о	у	о	о	о	о	о	о	о	о
II	о	у	о	х	х	х	х	о	о	о
III	о	у	о	о	х	х	х	х	о	о
IV	о	у	о	о	о	х	х	х	х	о
V	о	у	о	о	о	о	х	х	х	х

Результаты измерений регенерировавших перьев приведены в табл. 5.

Таблица 5. Рост пера № 2 (кроющего второстепенных маховых) под влиянием четырех одноименных перьев, находящихся от него на различном расстоянии (данные в процентах к длине предыдущей регенерации)

Дни от начала опыта	I серия	II серия	III серия	IV серия	V серия
6	5,7	8,8	11,6	9,9	8,6
8	14,7	18,4	20,3	17,1	17,1
12	37,0	40,7	43,4	41,0	42,8
16	59,1	64,7	62,3	66,2	65,8
20	76,8	83,8	78,3	80,3	82,8
24	86,9	94,1	90,3	89,1	91,4
27	97,2	100,0	93,7	94,4	95,7

Данные табл. 5 вновь подтверждают основной факт стимуляции: процесс развития пера № 2 при наличии других четырех регенерирующих перьев наступает раньше, чем в норме[1]. Эффективность воздействия, однако, и здесь не меняется в зависимости от того, находятся ли „детектор“ и „индуктор“ почти рядом или они отделены значительным расстоянием. Таким образом, результат трех последовательных опытов с вариацией расстояния между регенерирующими перьями согласно указывает на независимость от расстояния эффективности их взаимного действия. Эти данные, дополняемые результатами введения в организм вытяжки из ткани развивающихся пеньков (Войт-

[1] Мы считаем необходимым еще раз подчеркнуть, что всякого рода воздействия на перьевой зачаток приводят лишь к сдвигу процесса развития на более ранний срок, тогда как собственно скорость роста остается неизменной.

кевич, —1), говорят в пользу представления о гуморальном механизме взаимодействия между регенерирующими перьями.

Сделанные нами выводы могут быть поставлены под сомнение только в том случае, если мы допустим недостаточную чувствительность использованного в опытах индикатора.

Ранее во всех случаях индикатором являлся рост перьевых зачатков, начинающийся после удаления сформированных перьев предыдущей генерации. Эффект стимуляции выражался при этом в относительно более раннем начале развития. Величина этого сдвига всегда невелика и не могла быть значительной, так как при такой постановке опыта приходится иметь дело с сформированными зачатками перьев. Период, в течение которого они чувствительны к воздействию извне, весьма ограничен (Ларионов, Войткевич и Бельский —2). Большие возможности в этом отношении имелись бы в том случае, если бы удалось использовать период первоначального формирования зачатков перьев.

Опыты, поставленные для других целей, в связи с изучением регенерационной способности различных частей пенька указали нам путь к решению этой задачи. Сущность указанных опытов заключа-

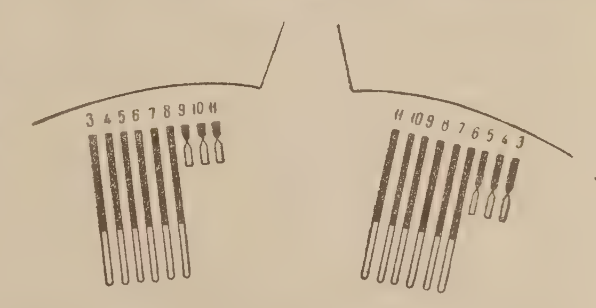


Схема развития новой генерации перьев (занимающих различное положение относительно туловища) под влиянием нормально регенерирующих перьев. Одновременно были срезаны (на уровне верхних краев сумок): на правом крыле — перья №№ 3, 4 и 5, на левом — №№ 9, 10 и 11

лась в срезывании развивающихся пеньков на различных уровнях. В тех случаях, когда срез приходился на зону роста, оставшийся участок после сильного кровотечения прекращал развитие. Одновременно с этим в основании сумки начинал образовываться зачаток нового пера, развитие которого протекало нормально.

При постановке опытов с использованием подобной методики чувствительность индикатора должна повыситься, поскольку действие испытываемых факторов можно осуществлять на самых начальных и, вероятно, более лабильных стадиях развития перьевого зачатка. При этом удается значительно удлинить срок, в течение которого исследуемые факторы могут оказать влияние[1].

Используя указанную модификацию методики, мы прежде всего проверили основной факт взаимной стимуляции регенерирующих перьев, обычным образом активируя рядом с ампутированными пеньками рост нормальных. Стимуляция закладки перьев новой генерации, появляющихся вслед за поврежденными, была во всех случаях очень отчетлива и могла быть констатирована на-глаз, без специальных точных измерений.

С целью дальнейшего анализа, поставленного во введении основного вопроса, мы осуществили с помощью этой новой методики следующий эксперимент.

---

[1] Обычно от момента удаления сформированного пера до появления сумки нового пенька проходит пять дней, в случае же повреждения молодого пера предыдущей генерации—10—15 дней.

У голубей на обоих крыльях были удалены подряд 9 перьев (кроющие второстепенных маховых). Спустя 11 дней, когда молодые перья развились наполовину, три пенька на каждом крыле были срезаны на уровне верхнего края сумки. Расположение оперированных пеньков было различно: на правом крыле они находились на дистальном конце ряда, на левом—на проксимальном. Таким образом, в первом случае нормально развивающиеся перья находились ближе к туловищу, во втором—к дистальному концу крыла.

На месте срезанных произошла закладка новой генерации перьев, развитие которых, как видно из табл. 6, протекало в различное время (см. также схему).

Таблица 6. Регенерация новых перьев на месте срезанных на разных концах птерилии под влиянием рядом развивающихся перьев (данные в процентах к длине предыдущей генерации)

Дни от начала опыта	Правое крыло 3, 4, 5	Левое крыло 9, 10, 11
7	19,7	20,0
9	33,6	34,5
11	46,3	48,7
15	Оставшиеся участки пеньков прекращают развитие	
17		
	—	—
19	18,5	10,3
23	42,9	34,5
27	72,3	59,0
30	93,5	80,0
34	105,7	101,3

Возникает вопрос, не является ли подобный результат следствием различного расположения регенерирующих перьев как таковых. Вследствие этого был поставлен еще раз аналогичный опыт с включением дополнительной контрольной серии наряду с опытной, которая являлась полным повторением предыдущего опыта.

На каждом крыле контрольных птиц вместо 9 перьев удалялось лишь 3 пера. Развившиеся на их месте пеньки, как и в опытной серии, срезались на 11-й день. Результаты приведены в табл. 7.

Таблица 7. Регенерация новых перьев на месте срезанных на разных концах птерилии под влиянием развивающихся рядом перьев (данные в процентах к длине предыдущей генерации)

Дни от начала опыта	Контроль		Опыт	
	правое крыло 3, 4, 5	левое крыло 9 10, 11	правое крыло 3, 4, 5	левое крыло 9, 10, 11
7	20,4	19,6	21,6	21,7
9	33,9	32,3	33,4	35,0
11	45,5	44,6	47,8	46,8
15	Оставшиеся участки пеньков прекращают развитие			
18	5,5	4,9	11,4	4,6
21	20,0	32,7	28,2	21,0
24	36,0	38,1	44,8	38,4
29	69,3	70,4	77,4	67,5
34	95,0	98,4	101,9	93,5
39	106,1	105,5	110,4	105,5

Цифры контрольной серии показывают, что скорость развития перьев (в данном случае кроющих второстепенных маховых) не зависит от того, в какой части птерилии они расположены. Наряду с этим (как и в предыдущем опыте), если рядом с поврежденными пеньками находятся нормально развивающиеся пеньки, в росте перьев новой генерации наблюдаются различия. Развитие этой последней наступает на дистальной части птерилии значительно ранее, чем на проксимальной. Сравнение с контролем показывает, что на пеньках, расположенных ближе к туловищу, вообще не наблюдается сдвига процесса регенерации на более ранний срок—они развиваются одновременно с перьями, не подвергавшимися стимуляции. Следовательно, стимулирующее действие сказывается в определенном направлении—от проксимальной к дистальной части крыла.

Это своеобразное явление следует рассматривать как дальнейшее подтверждение развитых ранее взглядов по поводу гуморального характера взаимодействия между регенерирующими перьями. Действительно, если бы имело место лишь местное проникновение активирующих рост веществ, поскольку расстояние между „индуктором“ и „детектором“ в обоих случаях одинаково, следовало ожидать тождественный результат на обоих крыльях. Фактически же наблюдается наличие и отсутствие эффекта в зависимости от расположения регенератов по отношению к направлению главных сосудов. Получается впечатление, что при указанной постановке опыта стимуляция обнаруживается лишь в том случае, если на пути потока артериальной крови имеется источник стимуляции. Не являясь непосредственным доказательством осуществления взаимосвязи между регенерирующими перьями именно гуморальным путем, это наблюдение дает дальнейшее подтверждение подобной точке зрения.

Возможность непосредственного действия на регенерационный процесс веществ, образующихся в молодых перьях, тем самым не исключается. Экспериментальная проверка этого положения представляет значительные технические трудности, так как прямой опыт—совместное культивирование перьевых пеньков in vitro — практически не осуществим. Следовательно, необходимо попытаться осуществить подобные опыты с перьевыми зачатками, растущими в самой сумке. Эта постановка была осуществлена следующим образом.

В качестве индуктора были избраны только что удаленные из сумки молодые пеньки, достигшие половины их нормальных размеров; детектором служили закладывающиеся в тех же сумках зачатки новой генерации. На обоих крыльях голубей удалялись два кроющих второстепенных маховых (№№ 5 и 6). Спустя 12 дней молодые пеньки на обоих крыльях были выдернуты, причем на одном (опытном) крыле были тотчас вставлены обратно в сумки и оставлены в них на сутки. На контрольном крыле сумки оставлялись свободными. Результаты измерений регенерирующих перьев приведены в табл. 8.

Таблица 8. Развитие новой генерации перьев под влиянием оставленных в сумке молодых пеньков (данные в процентах к длине предыдущей генерации)

Дни от начала опыта	Контроль	Опыт
7	18,1	17,6
9	30,7	31,1
12 [1]	48,6	48,9
15	—	—
18	—	—
21	7,4	12,6
23	15,4	22,2
25	24,7	31,1
27	36,3	42,0
30	52,7	60,2
35	73,5	83,2

[1] Первая генерация выдернута.

На развивающихся перьях, в сумки которых были вставлены на сутки молодые пеньки, наблюдается существенный сдвиг в развитии по сравнению с контролем, где сумки оставались свободными. Разница между опытом и контролем, очевидно, должна быть отнесена за счет активации регенерационного процесса со стороны введенных в сумку пеньков. Этот результат был проверен также в условиях нашей обычной методики.

У голубей, разделенных на две серии, на обоих крыльях удалялись по два пера (№№ 5 и 6, как и в предыдущем опыте). Затем сразу же в свободные сумки левых (опытных) крыльев вставлялись молодые пеньки, взятые со спинной птерилии. В сумки правых (контрольных) крыльев вводились покрытые слоем парафина очины старых перьев с целью нивелировать механическое воздействие в опыте и контроле[1]. Разница между двумя сериями заключалась в том, что в одном случае сумки были освобождены по прошествии суток, во втором—через двое суток от начала опыта. Результаты эксперимента приведем в табл. 9.

Таблица 9. Рост перьев под влиянием введенных в сумки молодых пеньков (данные в процентах к длине предыдущей генерации)

Дни от начала опыта	I серия		II серия	
	контроль	опыт	контроль	опыт
8	15,3	18,1	15,3	19,0
12	38,6	41,6	40,1	44,9
16	61,1	63,1	64,2	67,5
20	78,3	80,0	80,0	83,0
24	90,0	93,1	95,3	98,9
28	96,2	98,8	100,0	102,1

В опытных сериях имеет место сдвиг процесса регенерации на более ранний срок с сохранением разницы между контролем и опытом в течение всего периода измерений.

Отсутствие различий между I и II сериями следует объяснить тем, что суточная продолжительность воздействия (I серия) охватывает целиком лабильный период развивающихся пеньков и вызывает тем самым максимально возможный эффект. Однако и сами вставленные пеньки, очевидно, не сохраняют способность стимуляции в течение длительного времени (2 суток), если иметь в виду их быстрое подсыхание[2].

Этот опыт показывает, что активные вещества могут непосредственно (вероятно, путем диффузии) проникать к зачатку пера. Даже роговой чехол молодого пера на первых стадиях развития не является, повидимому, к этому препятствием.

Следовательно, активные вещества, образующиеся в регенерирующих перьях, кроме общего действия (через кровяное русло) могут оказывать непосредственное влияние на развивающиеся перье-

---

[1] Очины, вводившиеся в сумки контрольного крыла, покрывались парафином до толщины молодых пеньков, вставляемых в сумки опытного крыла.

[2] Пытаться воздействовать на рост пеньков на более поздних стадиях, очевидно, не имело смысла, поскольку наши предыдущие опыты (Ларионов, Войткевич и Бельский, 2) показали, что даже тиреоидин в больших дозах не вызывает изменений в характере развития перьев, если воздействие запаздывает по сравнению с началом активации зачатков.

вые зачатки. Действительно, в условиях непосредственного контакта с подсаживаемыми пеньками зародыши перьев начинают свое развитие раньше, чем в норме. Влияние, исходящее от подсаживаемых пеньков, реализуется в более яркой форме, если оно воспринимается перьевыми зачатками не в процессе их роста, а в начальный момент формирования.

Вопрос о природе этих стимулирующих факторов остается неясным. Возможно, что известную роль играют здесь продукты белкового распада и возникающие при этом лучистые факторы.

Выводы

1. Задачей исследования являлось изучение изменения эффективности взаимодействия между регенерирующими перьями при вариации расстояния между ними.

2. Эффект взаимодействия определяется количеством развивающихся перьев, тогда как расстояние между ними в пределах данной птерилии существенного значения не имеет.

3. При наличии регенерационной области на крыле эффект стимуляции обнаруживается лишь в дистальном направлении и в наиболее яркой форме на перьях, развитие которых было вызвано путем срезывания в ростовой зоне пеньков предыдущей генерации.

4. Применение в качестве индикатора пеньков, закладывающихся на месте поврежденных молодых перьев предыдущей генерации, при изучении действия различных агентов на развитие пера, представляет значительные преимущества по сравнению с использованием для этой цели сформированных перьевых зачатков.

5. Введение молодых пеньков в сумки, освобожденные от развивающихся или закончивших рост перьев, значительно стимулирует закладку и дальнейшее развитие новой генерации перьев.

5. Взаимодействие между регенерирующими перьями осуществляется как через кровяное русло, так, повидимому, и путем местного проникновения активирующих рост веществ непосредственно в развивающиеся зачатки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ларионов В. Ф., Войткевич А. А. и Новиков Б. Г., Взаимодействие частей при регенерации оперения, Труды Института экспериментального морфогенеза. 2, 1934.—2. Ларионов В. Ф., Войткевич А. А, и Бельский Н. В., Регенерация оперения у голубей при различных гуморальных воздействиях, Труды Института экспериментального морфогенеза, 2, 1934.—3. Войткевич А. А., К вопросу о взаимодействии частей при регенерации оперения, Биологический журнал, 3, 1934.

THE RÔLE OF HUMORAL MEDIUM AND PERMEABILITY OF TISSUES IN PHYSIOLOGICAL PHENOMENA OF REGENERATION

by A. Voitkevitch

Summary

1. Alteration in the efficiency of interaction between regenerating feathers with a change of distance separating them, were examined.

2. The interaction effects were defined according to the number of developing feathers, the distance between the latter, within the limits of a given pteryla, playing a secondary rôle.

3. In one regenerating region of the wing, the effect of stimulation may be noticed but in the distal direction, being most conspicuous on feathers whose development was induced by cutting off papillae in the zone of growth among the preceeding generation.

4. While studying different agents, taking part in the feather development, papillae formed on the spot of injured young feathers of the preceeding generation, served as indicators. That method possesses an essentiai advantage as compared with using for the same purpose embryonic feathers already developed.

5. The introduction of young papilla into the skin with developing and already developed feathers being removed, contributes to a considerable extent to the formation and further development of a new generation of feathers.

6. The interaction between regenerating feathers is effectuated both through the circulation of the blood and presumably by means of local penetration of substances, promoting growth, directly into the developing buds of feathers.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

РЕГЕНЕРАЦИЯ У ИЗОЛИРОВАННЫХ ХВОСТОВ ГОЛОВАСТИКОВ RANA TEMPORARIA

В. Замараев и Г. Виноградова

Из кафедры общей биологии II Московского медицинского института (зав.—проф. Л. Я. Бляхер)

При изучении явления регенерации приходится сталкиваться с целым рядом данных, указывающих, с одной стороны, на ее локальный и в известной мере автономный характер, а с другой—на тесную связь регенерационных процессов с состоянием всего организма.

Такая связь может осуществляться по указанию ряда авторов гуморальным путем, например, в случаях стимулирующего влияния регенерационных процессов в одной части организма на скорость регенерации другой [работы Zeleny (14), Stockard (12) на иглокожих и амфибиях Бляхера, Воронцовой, Ирихимовича и Лиознера (1) на амфибиях и Ларионова, Войткевича и Новикова (4) на птицах].

Зависимость регенерации от всего организма довольно отчетливо выявляется в опытах Борсук (2), изучавшей потерю регенерационной способности у головастиков ранних стадий, способных к регенерации. При трансплантации на более взрослых головастиков под воздействием гуморальной среды хозяина конечности теряют способность к регенерации, тогда как контрольные конечности, пересаженные от ранней стадии на такую же раннюю, продолжают регенерировать.

Связь регенерирующего органа со всем организмом может осуществляться при участии нервной системы, роль которой в регенерационном процессе чрезвычайно велика. На это указывают работы Вайса (13), Гюено (3), Локателли (7), Шотте (9) и ряда других авторов, проделанные на низших позвоночных и беспозвоночных животных, а также и некоторые работы, касающиеся высших позвоночных — млекопитающих и птиц [Созон-Ярошевич и Зевальд (11) и др.].

Приведенных примеров достаточно для констатации связи регенерационного процесса с организмом как целым. В то же время можно указать и на данные, свидетельствующие об известной степени автономности регенерационного процесса.

Лиознер (5) пересаживал конечность от молодых головастиков Rana temporaria, еще способных к регенерации, на более поздние стадии, потерявшие способность к регенерации конечностей. Тем не менее после ампутации дистального конца пересаженной конечности он получил регенерацию. Полежаев (8) ампутировал конечность головастика, одновременно травмируя оставшуюся культю на стадии, уже не способной к регенерации, и все же в ряде случаев получал нормальный регенерат. Им же был поставлен другой опыт. На ранней стадии головастикам ампутировалась одна конечность и после ее регенерации ампутировались обе. При этом опытная нога, достигшая к этому времени стадии развития соответствующей исходной, ампутировалась в области тканей нового регенерата. За время первой регенерации головастики метаморфозировали, и повторная ампутация производилась уже на стадии IIIb и даже IV (по терминологии Бляхера). В результате эксперимента контрольная нога не регенерировала, опытная же давала вторичную регенерацию. Следовательно, потеря регенерационной способности определялась не изменениями организма как целого в течении метаморфоза, а свойствами регенерирующих тканей. Подтверждения этому были получены при микроскопическом изучении конечностей, так как во всех случаях, где имела место регенерация, ткани конечностей еще не были вполне диференцированы. В частности, мышечные закладки еще не были окончательно сформированы. Подобные же материалы мы находим в работе Гюено и его сотрудников.

Созданная ими теория регенерационных территорий приписывает ответственность за конечные результаты регенерационного процесса специфическим свойствам тканей, из которых образуется регенерат. Опыты с удалением или пересадками этих территорий (Гюено), а также с пересадками отдельных тканей из этих территорий, именно мышц (Лиознер и Воронцова) (6), приводят к тем же результатам, подчеркивая значение местных особенностей при детерминации регенерата.

Смирнова (10) показала, что изолированные пальцы эмбрионов мышей и кур несмотря на отсутствие гуморальной и нервной связи с целым организмом могут осуществлять регенеративные процессы, выражающиеся в эпителизации ампутационной поверхности. В своей статье Смирнова цитирует работу Ruth, которому удавалось получать заживление ран на коже лягушек и морской свинки in vitro.

Все приведенные, на первый взгляд противоречивые, материалы указывают лишь на то, что процесс регенерации несет как черты автономного, так и зависимого характера. В данной работе сделана попытка экспериментально исследовать степень автономности регенерационного процесса.

Материал и метод

У головастиков Rana temporaria I и II стадии отрезались хвосты, и у них ампутировался дистальный кончик. После изоляции хвосты содержались по нескольку штук в чашках Коха в ключевой воде. В таких условиях они сохранялись живыми около 24 часов. Однако обычно опыт продолжался значительно меньше суток. Критерием гибели хвоста считалось начало загибания его кончика, и такие хвосты в расчет уже не принимались. В тех сериях, где изучался рост регенерационной бластемы, производились линейные промеры ее длины под бинокулярной лупой при помощи окуляр-микрометра. Все относящиеся сюда цифры даны в делениях окуляр-микрометра.

Так как срок (сутки), в течение которого изолированные хвосты оставались живыми, недостаточен для полной регенерации, то регенерационный процесс пришлось разбить на 4 стадии и изучать каждую из них в отдельности. В первую серию вошли опыты, где одновременно производилась ампутация кончика и изоляция хвоста, чтобы проследить эпителизацию и, может быть, самые первые стадии образования бластемы. Ко второй серии отнесены опыты, в которых ампутация кончика предшествовала изоляции хвоста. Таким образом, в условиях изоляции происходило развитие от законченной эпителизации до появления бластемы. К третьей серии отнесены опыты, в которых наблюдался рост уже образовавшейся бластемы. Наконец, к четвертой серии, где так же, как и в двух предыдущих, ампутация кончика хвоста предшествовала его изоляции; последняя производилась, когда бластема уже оказывалась сформированной, но микроскопических признаков диференцировки еще не было. Другими словами, четвертая серия выясняла вопрос, могут ли происходить процессы диференцировки при регенерации у изолированных органов.

Экспериментальные данные

В первой серии, состоящей из 5 опытов, изоляция производилась одновременно с ампутацией дистального кончика хвоста. Серия в основном ставилась в июне, который в 1935 г. был довольно жарким, поэтому срок переживания хвоста, в течение которого появлялись признаки регенерации, соответствовал для 3 первых опытов всего 11 часам, для 4-го 15 часам и для 5-го—13 часам. Каждый опыт включал от 10 до 20 хвостов. По окончании переживания фиксировалось по 5–8 хвостов. Во всех случаях при изучении переживающего хвоста под бинокулярной лупой можно было кон-

статировать эпителизацию раневой поверхности, а во многих случаях даже образование эпителиальной каймы.

Микроскопическое изучение хвостов этой серии подтверждает выводы, сделанные при прижизненном исследовании. Ампутационная

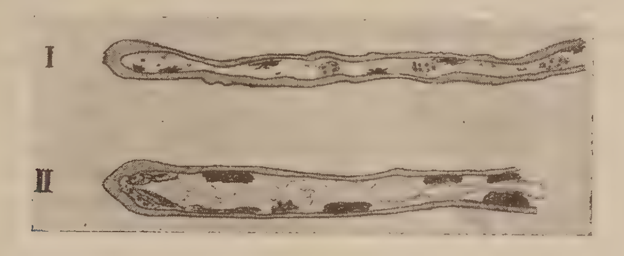
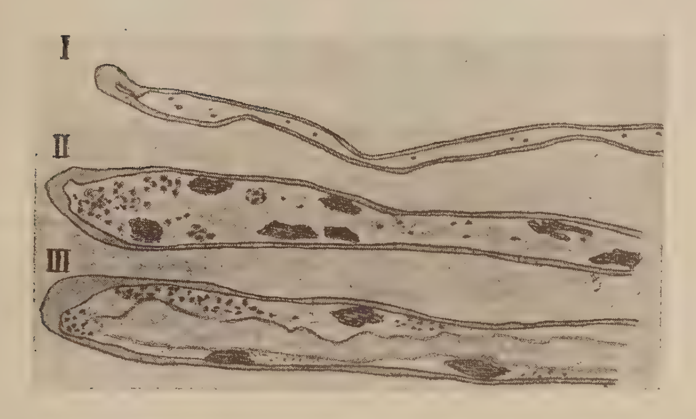


Рис. 1. Опыт № 2, 11 часов изоляции. I—фронтальный срез в области плавника; II—в области осевых частей хвоста



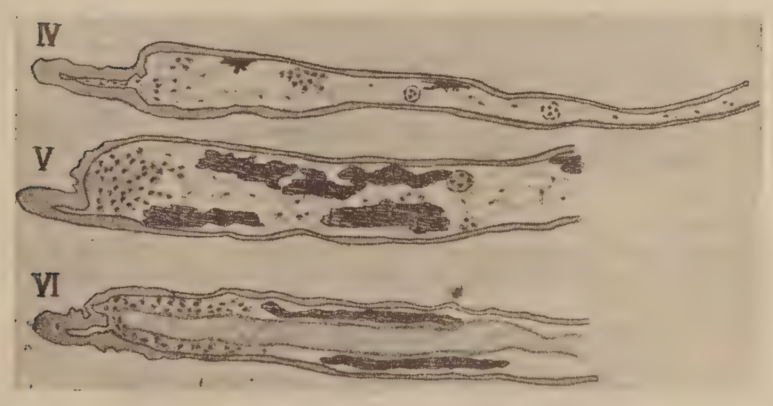


Рис. 2. Серия 2. I, II, III--фронтальный срезы хвоста к моменту изоляции; IV, V, VI—то же после изоляции

поверхность закрыта пленкой эпителия, значительно утолщенного на месте ампутации, что указывает на начало образования эпителиальной каймы (рис. 1). Наоборот, проксимальная часть изолятов, как и во всех дальнейших сериях, дает картину распада, повидимому, связанного с слишком большой поверхностью травмы.

Во вторую серию входят два опыта. В первом из них изоляция хвостов производилась через 24 часа после ампутации дистального

конца. Как для изоляции, так и для контроля (регенерация на хвосте, не отделенном от туловища) отбирались головастики, имеющие лишь эпителиальную кайму. Впрочем, надо отметить, что регенерация шла довольно равномерно, и среди головастиков, одновременно ампутированных, было лишь незначительное количество особей, отставших или ушедших вперед в смысле регенерационного процесса. Через 12 часов изоляты фиксировались одновременно с контрольными хвостами. Под бинокулярной лупой удавалось констатировать образование бластем, причем у контрольных экземпляров они были несколько бóльших размеров (рис. 2).

Во втором опыте изоляция производилась через 22 часа после ампутации дистального конца хвоста. Фиксация—через 12 часов после изоляции. В остальном опыт проводился так же. Средние размеры бластемы изолята 1,6 делений окуляр-микрометра, в контроле в среднем 2,0. Оба опыта показывают, что рост бластемы может происходить и на изолированных хвостах, но у изолятов рост этот происходит несколько медленнее, на ранних стадиях регенерации.

В третьей серии изоляция производилась после образования вполне развитой бластемы, уже поддающейся измерению. Опыт имел целью установить рост бластемы изолята, пользуясь методом измерения длины бластемы, перед изоляцией и после нее. Материалы этой серии сведены в табл. 1.

Таблица 1

№	Исходные размеры		Конечные размеры		$D \pm m_D$	R	Продолжительность изоляции	Время от начала регенерации до изоляции
	n	$M \pm m$	n_1	$M_1 \pm m_1$				
				Опыт				
1	14	2,34±0,05	12	2,90±0,04	0,56±0,064	8,7	13 час.	48 час.
2	17	1,40±0,12	10	2,54±0,26	1,14±0,28	4,0	11 час. 30 м.	24 „
3	61	1,8 ±0,05	48	2,50±0,06	0,70+0,08	8,8	12 час.	28 „
				Контроль				
1	10	2,67±0,18	10	3,56+0,17	0,89±0,24	3,7	—	—
3	28	2,48±0,08	28	3,04±0,09	0,56±0,12	4,7	—	—

Как видно из приведенной таблицы, прирост бластем во всех опытах изоляции является вполне реальным, несмотря на то, что n в некоторых опытах чрезвычайно мало. Если о скорости роста



Рис. 3. Хвост зафиксирован перед изоляцией 75 часов после ампутации кончика

бластемы судить по ее приросту за определенный срок, то особых различий между нормальными и изолированными хвостами отметить нельзя.

В первых трех сериях изучались процессы образования и роста бластемы в состоянии изоляции, в четвертой же серии ставится вопрос о возможности диференцировки регенератов у изолированных хвостов. Изоляция производилась здесь уже перед самым началом появления диференцировки, т. е. когда бластема достигала значительных размеров, но макроскопически диференцировки еще не было. Семь опытов этой серии показали довольно однородный результат. К концу изоляции почти во всех случаях микроскопически можно было обнаружить начало диференцировки осевого скелета, выражавшееся в образовании более темного уплотнения в осевой части плотной клеточной массы бластемы (рис. 3 и 4). Наоборот, хвосты, взятые в момент изоляции, имели бластему, выполненную лишь рыхлой мезенхимой.

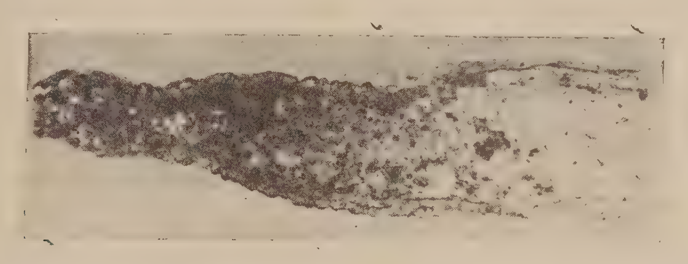


Рис. 4. Хвост зафиксирован после изоляции. Продолжительность изоляции 21 час.

Рост бластемы изолята на этой стадии развития регенерата еще продолжается, но происходит уже значительно медленнее по сравнению с контролем. В тех случаях, где бластема еще не очень велика, прирост вполне реален; зато в случаях, где бластема больших размеров и микроскопически начинает диференцироваться, рост ее на изолятах прекращается, и прирост лишь в одном случае из трех оказывается реальным. Материалы этой серии сведены в табл. 2.

Таблица 2

№	Исходное		Конечное		$D \pm m_D$	R	Продолжительность изоляции	Время от начала регенерации до изоляции
	n	$M \pm m$	n_1	$M_1 \pm m_1$				
1	32	3,36±0,07	31	3,89±0,03	0,53±0,076	6,9	6 ч. 30 м.	48 час.
3	53	2,64±0,07	53	3,05±0,07	0,41±0,099	4,1	12 час.	45 „
	Более поздняя стадия диференцировки							
4	60	4,53±0,1	51	4,77±0,13	0,24±0,16	1,5	14 час.	70 час.
5	16	3,43±0,63	15	3,62±0,04	0,19±0,40	0,3	6 ч. 30 м.	48 „
7	60	4,23±0,03	59	4,54±0,05	0,31±0,05	6,2	14 час.	72 „
	Контроль							
3	25	2,31±0,10	25	3,24±0,16	0,93±0,188	4,9	—	—
7	20	3,81±0,14	20	4,72±0,16	0,91±0,21	4,3	—	—

Приведенные факты являются материалом, иллюстрирующим некоторую автономность отдельных фаз регенерации; хотя это, конечно, не значит, что в естественных условиях организм в целом не оказывает существенного влияния на каждый из этих процессов.

На основании приведенных данных можно заключить, что как образование бластемы, так и рост и диференцировка ее могут в некоторых случаях происходить вне связи с целым организмом и, следовательно, при отсутствии гуморальных влияний и воздействий со стороны центральной нервной системы.

Выводы

1. Изолированные хвосты Rana temporaria могут эпителизировать свой ампутированный дистальный кончик.

2. Хвосты, изолированные после эпителизации ампутированного кончика, образуют бластему, которая продолжает расти в течение 12—24 часов после изоляции.

3. Скорость роста бластем изолятов соответствует скорости роста бластем в нормальных условиях, если регенерационный процесс не дошел еще до стадии диференцировки.

4. Если взять хвосты, уже имеющие бо́льшую, но не диференцированную бластему, то появление диференцировки у них может наблюдаться уже после изоляции.

5. Рост поздних бластем на изолированных хвостах заметно отстает от роста таковых в норме и после начала диференцировки падает до минимума.

6. Таким образом, образование бластемы, ее рост и диференцировка могут в некоторых случаях происходить и вне связи с целым организмом, т. е. в значительной степени автономно.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бляхер, Воронцова, Ирихимович и Лиознер, Труды Института экспериментального морфогенеза, т. I, 1934.—2. Борсук, там же, т. 3, 1935.—3. Guyenot, Actes de la Soc. Helv. des Sciences nat., 1929.—4. Ларионов, Войткевич и Новиков, Труды Института экспериментального морфогенеза, т. 2, 1934.—5. Лиознер, Труды экспериментальной биологии 7, 1931.—6. Liosner u. Woronzowa, Zool. Anz., 110, 1935.—7. Locatelli, Roux'Arch., 114, 1929.—8. Полежаев, Доклад Академии наук СССР, № 9, 1935.—9. Schotte, Rev. suisse Zool., 33, 1926.—10. Смирнова, Труды Лаборатории экспериментальной зоологии и морфологии Академии наук СССР, 4, 1935.—11. Созон-Ярошевич и Зевальд, Нов. хир. арх., 25, 1932.—12. Stockard, Arch. Entw.-mech., 28, 1909.—13. Weiss, Arch. Entw.-mech., 104, 1925.—14. Zeleny, J. exp. Zool., 7, 1909.

REGENERATION IN ISOLATED TAILS OF RANA TEMPORARIA TADPOLES

by V. Zamaraeff and E. Vinogradova

Summary

1. The isolated tails of Rana temporaria can epithelise their amputated end.

2. Tails, isolated after the epithelisation of their amputated end, form a blastema, which keeps on growing within 12—24 hours after isolation.

3. The rate of growth of the blastema in the isolated parts is found to correspond to that observed under normal conditions, unless the regeneration process has reached the stage of differentiation.

4. In the case of tails with a large but still undifferentiated blastema, their differentiation may appear even after isolation.

5. The growth of late blastemae on the isolated tails is seen to fall behind the normal one, showing a minimum decrease, when differentiation sets in.

6. Thus the formation of a blastema as well as its growth and differentiation may take place without any connection with the whole organism, i. e., in a highly autonomous way.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

МАТЕРИАЛЫ ПО ГЕНЕТИКЕ ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА

XVI. ДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ЖЕЛТУЮ ОКРАСКУ КОКОНА[1]

Л. С. Файнберг

Из Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета

1. Введение

Рядом исследователей (Танака, Уда, Огура, Косминский и Юччи) установлено, что желтая окраска коконов вызывается прежде всего наличием генов, определяющих появление желтых пигментов в крови, и, кроме того, генов, определяющих время и характер проникновения этих пигментов в шелкоотделительную железу. Огура установлены следующие гены, определяющие проникание в железу желтых пигментов: Cy, Cf, Cx, Cpk.

Разнообразная окраска коконов, наблюдаемая у разных пород, вызывается как действием отдельных генов, так и взаимодействием нескольких генов.

Вкратце укажу основные типы окраски коконов.

1. Коконы яркожелтые снаружи, белые внутри—ген Cy.
2. Коконы грязнобелые снаружи, желтые внутри—ген Cx.
3. Коконы телесные снаружи, белые внутри—ген Cf.
4. Коконы розовые снаружи, белые внутри—гены Cf, Cpk (при наличии одного гена Cpk пигмент в железу не проникает).
5. Коконы телесные снаружи, желтые внутри—гены Cf, Cx.
6. Кокоты розовые снаружи, желтые внутри—гены Cf, Cpk и Cx.
7. Коконы светложелтые снаружи и внутри.
8. Коконы светложелтые снаружи и внутри, темнее предыдущих, но светлее, чем внутренняя окраска коконов типа 2.

Из последних двух типов каждый определяется одним основным геном. Первоначально Косминский предполагал, что светложелтые коконы определяются особым геном, который он обозначил Cl, но в последней работе он приходит к выводу, что такие коконы получаются при действии гена Cx. Отношение гена, вызывающего более темную окраску всех слоев кокона, к другим генам окраски кокона пока не выяснено[2].

Характер пигментов изучен Юччи и его учениками. Выяснено, что основными пигментами, определяющими желтую окраску кокона, являются ксантофилл и каротин. Оттенок окраски зависит от времени проникновения пигмента в железу, от интенсивности проникновения и также от относительного количества каждого пигмента. На оттенок желтой окраски коконов оказывает влияние также наличие зеленой окраски, вызываемое особыми пигментами из группы флавонов.

---

[1] Большая работа Л. С. Файнберг по техническим условиям значительно сокращена редакцией.

[2] В дальнейшем изложении во избежание в каждом случае длинных описаний, говоря о различных типах окраски коконов, я буду обозначать их буквами того гена, который определяет данную окраску: Cy, Cf, Cx и т. д. Светложелтые коконы в зависимости от оттенка буду обозначать Cl светлые или Cl темные. Во избежание недоразумений в тех случаях, когда говорится не о гене, а о типе кокона, к буквенному обозначению прибавляется слово «тип».

Наследование зеленой окраски идет независимо от окраски желтой.

К сожалению, в работе о количественном отношении различных пигментов в коконе итальянские авторы имели дело не с линиями, где действуют определенные гены, но с породами, генетический состав которых авторами точно не был определен.

В задачу настоящей работы входит выяснить действие каждого из генов в отдельности и взаимодействие точно определенных генов, для чего были проведены следующие исследования: 1) изменение распределения и характер окраски по длине нити кокона, 2) изучение химического состава пигментов кокона при действии определенных генов и 3) исследование влияния внешних условий на характер окраски кокона.

Для исследования брались генетически проверенные линии. Так как проверка производилась путем анализирующего скрещивания, то большинство из исследуемых партий оказались гетерозиготными.

В нашем распоряжении были следующие выводки.

Одиночные гены.

Потомство особей типа Cx (ген Cx).

Потомство особей типа Cl (один ген, возможно Cx).

Потомство особей типа Cf (ген Cf).

Сочетание генов.

Cy, Cx и Cf получены от скрещивания особей, гомозиготных по Cy (порода Оро), с особями, гомозиготными по CfCx (порода Майелла).

Cf, Cpk и Cx получены от скрещивания породы Сычуан с желтокровной белококонной. Гетерозиготны по всем генам.

2. Исследование окраски нити у различных типов окраски кокона

Для выяснения действия отдельных генов окраски кокона и взаимодействия нескольких генов произведено было исследование отдельных слоев кокона путем размотки по стометровкам. Размотка велась на экспериментальном станке с оборотом мотовила в 1 м.

При регистрации постепенного увеличения или уменьшения интенсивности окраски мной не могла быть принята цветная шкала „Saccardo“, так как желтые цвета этой шкалы не подходили к многообразным оттенкам размотанного шелка. Исходя из этого, я приняла свою шкалу. Для наглядного представления окраски кокона я ввожу цифровые обозначения. Для желтого цвета и всех его оттенков я употребляю римские цифры, для зеленого цвета—арабские цифры. Там, где сочетаются два цвета—желтый и зеленый, ставится вначале римская цифра—двоеточие—арабская; как, например, VI:2.

Шкала желтой окраски

Белый цвет	I
Желтовато-белый	II
Как тип Cl светлый снаружи	III
Как тип Cl темный снаружи	IV
Как тип Cx внутри	V
Как тип Cy снаружи	VI

Шкала зеленой окраски

Светлозеленая	1
Светлая, но темнее, чем предыдущая	2
Зеленая	3
Яркозеленая	4
Результаты обработки сведены в табл. 1	5

Мы видим из табл. 1, что в потомстве типа Cx получаются два типа, связанные переходами. Один типичный Cx, другой ближе к Cl светлому.

Следует отметить, что все белые снаружи коконы встречались в сочетании с зеленой окраской оттенка 1 по всей длине нити, например, коконы 1, 3 и 4, или же с более интенсивной зеленой окраской на первых стометровках или же менее интенсивной от 4—5-й стометровки.

Таблица 1. Потомство типичных Сх

№ кокона	№ выводка	Стометровки								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	159.1933	I:I	I:I	I:I	III:I	III:I	III:I	III:I	—	—
2	159.1933	I:2	I:2	I:2	III:I	III:I	IV	IV	IV	—
3	159.1933	II:I	II:I	II:I	II:2	III:2	III:2	III:2	—	—
4	159.1933	I:I	I:I	I:I	III:I	III:I	III:I	III:I	II	—
5	159.1938	I гр.б.[1]	II	III	IV	V	V	III	—	—
6	159.1933	I гр. б.	I гр. б.	II	III	IV	IV	IV	—	—
7	159.1933	I гр. б.	I гр. б.	III	IV	V	V	V	—	—
8	159.1933	I гр. б.	I гр. б.	III	IV	V	V	V	—	—

Таблица 2. Потомство Cl светлого

№ кокона	№ выводка	Стометровки								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	103.1933	I	I	I	II	III	III	III	—	—
2	103.1933	II	II	II	II	III	III	III	II	—
3	103.1933	II	II	II	II	III	III	III	III	—
4	103.1933	II	II	II	II	II	III	III	III	—
5	103.1933	I	I	II	II	III	III	III	III	—

Мы видим из табл. 2, что в потомстве Cl также проявляется тип Сх, хотя не всегда достаточно резко; в некоторых случаях проявляется более светлая окраска внутри, приближая эти коконы к типу Cl светлому и типичные Cl светлые.

Получение в потомстве типа Сх и в потомстве типе Cl светлого обоих типов заставляет предполагать, что типы Cl светлый и Сх вызываются одним и тем же геном.

Таблица 3. Су Сх

№ кокона	№ выводка	Стометровки								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	132.1933	VI	VI	V	IV	IV	I	—	—	—
2	132.1933	VI	VI	VI	III	III	II	I	I	—
3	132.1933	VI	VI	V	V	III	III	II	—	—
4	132.1933	VI	VI	V	V	V	III	II	—	—
5	132.1933	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	—	—
6	132.1933	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	—
7	132.1933	III	III	III	III	III	III	III	III	—
8	132.1933	IV	IV	IV	IV	IV	IV	—	—	—

[1] гр. б.—грязнобелые.

Таблица 4. CyCfCx

№ кокона	№ выводка	Стометровки								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	126.1933	IV	VI	VI	V	III	II	—	—	—
2	126.1933	III	V	V	V	VI	VI	VI	—	—
3	126.1933	III	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	—
4	126.1933	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	—
5	126.1933	III	IV	IV	V	VI	VI	VI	—	—
6	126.1933	II	III	III	III	IV	VI	VI	VI	—
7	126.1933	III	V	V	V	V	V	V	—	—
8	126.1933	II	III	IV	IV	V	V	V	V	—

В табл. 3 приводятся результаты размотки коконов, окраска которых получилась вследствие взаимодействия генов Cy и Cx. Среди размотанных коконов мы наблюдаем половину коконов снаружи оттенка VI и половину оттенка IV и V. По окраске нити они значительно темнее, чем тип Cl, но светлее типа Cy. Половина коконов из числа размотанных на первых стометровках имеет оттенок VI, а половина дала оттенки IV и III. Следовательно, полного эпистаза гена Cy нами не получено. Интересно отметить у кокона № 7 равномерное распределение пигмента оттенка III по всей длине нити. Коконы 5, 6, 7 и 8 показывают возможность взаимодействия между генами Cy и Cx, в результате чего получается оттенок IV или III, распространяющийся по всей длине шелковой нити. Эти усложнения, возможно, вызываются влиянием внешней среды. По остальным коконам этого выводка можно заключить, что в части коконов проявилось эпистатическое действие гена Cy в отношении гена Cx (коконы 1—2). В отношении коконов 3 и 4 надо считать, что здесь имеет место неполный эпистаз гена Cy, так как и внутренние слои коконов окрашены.

Далее при скрещивании гомозиготного по гену Cy самца Оро с гомозиготной по генам Cf и Cx самкой (табл. 4) при взаимодействии генов Cy, Cf и Cx мы должны получить при эпистазе гена Cy по отношению к генам Cf и Cx все потомство типа Оро с яркожелтой окраской снаружи. Из рассмотрения табл. 4 мы видим, что ни в одном случае не получено кокона с первой же стометровки окрашенного в тип VI. По распределению пигмента по длине нити размотанные коконы этого скрещивания могут быть разбиты на 4 группы.

К первой группе относится кокон № 1. Эта группа характеризуется неполным эпистазом гена Cy, но она близка к типу Оро. Наличие в этом коконе на первой стометровке оттенка IV позволяет нам утверждать, что уже и в этой группе имеется взаимодействие между генами Cy, Cf и Cx. Повидимому, состояние железы было таково, что уже со второй стометровки началось интенсивное поступление в железу желтого пигмента, что определило на 2-й и 3-й стометровке оттенок VI, на 4-й стометровке V и далее III и II. Кокон до конца не размотался, но, судя по оставшемуся шелку, нить в конце была белая.

Вторая группа коконов дает совершенно равномерное распределение пигмента по всей длине нити оттенка IV (коконы №№ 3—4).

Третья группа характеризуется наличием всех переходов до проявления типа Cx на внутренних слоях и типа Cf на наружных. К этой группе относятся коконы №№ 6 и 8.

Наконец, последняя группа—это коконы с эпистатическим действием гена Cx по отношению к гену Cy. К ней относятся коконы №№ 2 и 7.

Большой интерес представляет распределение по длине нити розового пигмента. Для размотки были взяты коконы особей, гетерозиготные по генам Cf, Срк и Cx. В коконах с № 5 по № 10 (табл. 5) размотка вначале была произведена по стометровкам. Однако оказалось, что как будто первые стометровки не дают розовой нити, а лишь слегка розоватый оттенок с основным желтым фоном оттенков II, III и IV шкалы желтых цветов. Тогда решено было ввести размотку по пятидесятиметровкам. Такой способ оказался правильным, и первые четыре пятидесятиметровки в одних случаях дали яркорозовую однотонную окраску, после которой следовала желтая нить оттенка III или IV; в других, как в коконе № 2 (вторая и третья стометровки), интенсивно окрашенная нить оттенка V, в третьих (кокон № 4) уже первая и вторая стометровки оттенка V. Розовая окраска в коконе № 4 наблюдается только на первых двух пятидесятиметровках; начиная от третьей пятидесятиметровки, уже следует желтая нить оттенка IV, и затем интенсивность окраски увеличивается с тем, чтобы к последним стометровкам пойти по нисходящей шкале желтых цветов и дойти до оттенка II. Как мы видим, розовая окраска может распределяться на небольшой отрезок нити, так что сквозь нее может просвечивать желтый цвет кокона. Это доказывается и исследованием коконов особей с генотипом Cf CpkCx. Там только верхние слои кокона розовые, а прочие — белые.

Таблица 5. Cf Cpk Cx

№ кокона	№ выводка	Пятидесятиметровки				Стометровки								
		1	2	3	4	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	121.1933	p.	p.	p.	p.	III	IV	IV	III	—	—	—	—	—
2	121.1933	I	p.	p.	p.	III	IV	V	V	IV	—	—	—	—
3	121.1933	p.	p.	p.	p.	III	III	IV	IV	IV	—	—	—	—
4	121.1933	p.	p.	III	IV	V	V	IV	III	II	—	—	—	—
5	121.1933	—	—	—	—	II	III	III	IV	IV	V	V	IV	—
6	121.1933	—	—	—	—	II	II	II	III	IV	IV	IV	IV	—
7	121.1933	—	—	—	—	III	III	IV	V	V	V	IV	III	—
8	121.1933	—	—	—	—	III	III	III	III	III	III	III	III	—
9	121.1933	—	—	—	—	III	III	IV	VI	VI	VI	III	—	—
10	121.1933	—	—	—	—	IV	IV	VI	VI	VI	V	III	—	—

3. Анализ окраски кокона

Наблюдения над распределением пигмента по длине шелковой нити показали, что в одном коконе могут сочетаться различные оттенки желтого цвета, а также могут встречаться комбинации желтого цвета с зеленым, желтого с розовым. Это позволяет нам думать, что у данных особей мы имеем или накопление однородного пигмента, изменяющее окраску в сторону большей интенсивности, или же мы имеем дело с качественно отличными пигментами, распределяющимися под действием особых генов.

Установить природу этих пигментов возможно только химически или при помощи спектрофотометрического анализа абсорбции указанных пигментов кокона. Для спектрофотометрии приготовлялись растворы путем экстрагирования пигментов тех коконов, гено-

типы которых были предварительно хорошо проанализированы. Генетический анализ для нашей цели необходим был точный, так как задачей являлось определить природу не «вообще» желтого и зеленого пигментов, а природу пигментов, проявляющуюся под действием определенных генов, а именно: гена телесного цвета — Cf, представляющего для нас особый интерес, так как никем он еще не был исследован, гена Cx, действующего на внутреннюю желтую окраску, гена Pk, определяющего розовую окраску, генов желтой окраски в сочетании с зеленой.

Взятые нами для исследования коконы были получены из тех же скрещиваний, что и взятые для размотки. Зеленые коконы были взяты из линии 22. 1933 — ♀ зеленая японская × ♂ японского бивольтинного.

При экстрагировании применялся 90° метиловый спирт и петролейный эфир, экстрагированные коконы находились в растворителе в течение 10 дней. Этот метод применялся С. Н. Демяновским, но ввиду того, что автором в его работе не опубликована дозировка растворения и сроки вытяжек, нам пришлось затратить много времени на отыскание растворов достаточной для спектрофотометрирования интенсивности.

Спектрофотометрирование было проведено в Институте физики МГУ на спектрофотометре König-Martensh с горизонтальными щелями, снабженными осветительным аппаратом König. Источником света служила спиральная лампа.

Растворы рассматривались в кювете толщиной стенок в 1,5 мм. Коэфициент поглощения вычислялся по формуле:

$$K = \frac{2(1_n \operatorname{tg} \alpha - 1_n \operatorname{tg} \alpha^{\circ})}{d},$$

где α есть угол поворота Николя, d — толщина слоя, равная в наших исследованиях 1,5 см.

При наблюдении полученных растворов по степени окрашенности мы должны отметить, что для определенных групп пигментов получены были одинаковые цвета и оттенки в зависимости от употребляемого растворителя, т. е. имел ли место метиловый спирт или петролейный эфир. Эти данные представлены в табл. 6[1]. При экстрагировании пигмента у коконов типа Cy мы получаем экстракты желтовато-зеленые в тех случаях, когда мы имеем примесь зеленого цвета, и чисто желтые, когда этой примеси нет. При экстрагировании петролейным эфиром окраска раствора получается ярко-желтая. Такая же закономерность установлена для типа Cx. Тип Cl дает в метиловом спирте раствор либо зеленовато-желтый, либо чисто желтый в зависимости от того, имеем ли мы дело с чисто желтым типом Cl или с примесью зеленого. Петролейный эфир дает окраску бесцветную. Это позволяет нам допустить, что в окраске коконов типа Cl отсутствует каротин, так как согласно литературным данным (С. Н. Демяновский, 1928) петролейный эфир извлекает каротин.

Что касается коконов типа Cy, то в нем каротин имеется в таком же небольшом количестве, как и при типе Cx.

Наоборот, более интенсивно окрашенные растворы мы получаем при экстрагировании коконов типа Cy и Cx в метиловом спирте,

[1] Вытяжки ставились в нескольких повторениях, давших одинаковые результаты; в табл. 7 приводится только по одному из повторений каждого типа.

Таблица 6. Окраска растворов и шелка при экстрагировании разными растворителями

№	№ выводка	Тип окраски		Растворитель	Окраска раствора	Окраска шелка
		снаружи	внутри			
1	144.1933	Яркожелтая с зелен. Су	Белая	Метиловый спирт	Желто-зеленая	Бледножелтая
2	144.1933	Яркожелтая Су с зелен.	„	Петролейный спирт	Слегка окрашена, почти бесцветная	Яркожелтая
3	156.1933	Грязнобелая	Яркожелтая Сх	Метиловый спирт	Желтоватая	Бледножелтая
4	156.1933	Грязнобелая	Яркожелтая Сх	Петролейный эфир	Слегка желтоватая, почти бесцветная	Яркожелтая
5	161.1933	Светложелтая Cl	Светложелтая Cl	Петролейный эфир	Бесцветная	Желтая
6	161.1933	Светложелтая Cl с зеленым оттенком	Светложелтая Cl	Метиловый спирт	Зеленовато-желтая	„
7	135.1933	Телесная	Белая	Метиловый спирт	Слабожелтая	„
8	135.1933	„	„	Петролейный эфир	Желтая	Слегка желтоватая
9	137.1933	Розовая	„	Метиловый спирт	Слегка желтоватая	Розоватая
10	121.1933	„	„	Петролейный эфир	Интенсивно-желтая	Бледножелтая

извлекающем ксантофилл. Что при желтой окраске кокона действительно находится в большем количестве ксантофилл, подтверждается окраской шелка после вытяжки, яркожелтой при вытяжке петролейным эфиром и слегка окрашенной в желтый цвет при вытяжках метиловым спиртом.

Вытяжки из „телесных“ коконов показывают слабожелтую окрашиваемость раствора в метиловом спирте. В некоторых экстрактах телесные коконы дают желтый цвет с примесью зеленого. Вытяжки же в петролейном эфире дают окраску желтую, более интенсивную. В отношении окраски шелка следует отметить, что она остается светложелтой при экстрагировании петролейным эфиром и более яркой в метиловом спирте.

Таким образом, можно притти к выводу, что в телесных коконах имеются оба пигмента, а именно—каротин и ксантофилл, но в количественном отношении пигмента ксантофилла значительно меньше, чем в типах Су и Сх; на это нам указывают коэфициенты поглощения при спектрофотометрировании (табл. 7). Повидимому, ген телесной окраски действует на уменьшение проникновения пигмента ксантофилла и увеличивает проникновение пигмента каротина в шелкоотделительную железу по сравнению с генами Су и Сх.

Что касается розовой окраски, то количественное отношение каротина получено значительно выше, чем при экстрагировании телесных коконов. Растворы в метиловом спирте дают слегка желтоватую окраску, и шелк остается розовым, экстрагирование же в петролейном эфире дает яркожелтый экстракт и желтый шелк. Коэфициент поглощения растворов петролейного эфира значительно выше, чем у растворов метилового спирта (табл. 7).

Таблица 7. Спектры поглощения желтых, телесных, розовых и зеленых пигментов

№	№ выводка	Тип окраски кокона	Растворитель	6 600	6 300	6 000	5 450	5 200	5 000	4 900	4 800	4 600	4 400
1	156.1933	Cx	Метиловый спирт	0,002	0,002	0,002	0,002	0,007	0,007	0,038	0,060	0,070	0,075
2	156.1933	Cx	Петролейный эфир	0,002	0,002	0,002	0,002	0,003	0,008	0,008	0,012	0,014	0,014
3	157.1933	Cx	Метиловый спирт	0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	0,016	0,051	0,075	0,081	0,091
4	157.1933	Cx	Петролейный эфир	0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	0,010	0,010	0,014	0,014	0,014
5	144.1933	Cy	Метиловый спирт	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,002	0,013	0,114	0,166	0,185
6	144.1933	Cy	Петролейный эфир	0,004	[illegible]	0,006	0,006	0,006	0,009	0,012	0,023	0,023	0,031
7	13а.1933	Cy	Метиловый спирт	0,005	0,005	0,005	0,005	0,006	0,015	0,015	0,123	0,216	0,216
8	32а.1933	Cy	Петролейный эфир	0,006	0,006	0,006	0,006	0,006	0,006	0,052	0,076	0,076	0,076
9	171.1933	Ci	Водная вытяжка	0,004	0,006	0,006	0,008	0,008	0,015	0,015	0,032	0,032	0,039
10	135.1933	Ci	Метиловый спирт	0,002	0,002	0,002	0,007	0,007	0,018	0,018	0,020	0,020	0,020
11	135.1933	Ci	Петролейный эфир	0,004	0,004	0,004	0,004	0,004	0,005	0,011	0,033	0,038	0,043
12	141.1933	Ci	Метиловый спирт	0	[illegible]	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,006	0,006
13	161.1933	Ci	Петролейный эфир	0,005	0,005	0,005	0,005	0,005	0,016	0,051	0,075	0,081	0,098
14	161.1933	Ci	Метиловый спирт	0,003	0,003	0,003	0,004	0,004	0,008	0,008	0,013	0,037	0,040
15	161.1933	Ci с зеленым оттенком	" "	0,024	0,029	0,029	0,029	0,032	0,035	0,042	0,044	0,052	0,052
16	135.1933	Ci		0,001	0,001	0,001	0,001	0,006	0,006	0,018	0,020	0,020	0,020
17	135.1933	Ci	Петролейный эфир	0,004	0,004	0,004	0,004	0,004	0,005	0,011	0,032	0,038	0,043
18	133.1933	Ci	Метиловый спирт	0,002	0,002	0,002	0,004	0,005	0,005	0,011	0,024	0,024	0,032
19	133.1933	Ci	Петролейный эфир	0,002	0,002	0,005	0,005	0,005	0,005	0,011	0,037	0,042	0,047
20	121.1933	Розовые	Метиловый спирт	0,002	0,002	0,003	0,003	0,003	0,003	0,003	0,015	0,023	0,018
21	121.1933	"	Петролейный эфир	0,003	0,003	0,003	0,003	0,009	0,052	0,083	0,178	0,135	0,210
22	136.1933	Ci с зеленым оттенком	Метиловый спирт	0,005	0,005	0,005	0,009	0,009	0,013	0,018	0,032	0,043	0,055
23	136.1933	Cf с зеленым оттенком	Петролейный эфир	0,013	0,013	0,013	0,013	0,015	0,015	0,025	0,043	0,047	0,057
24	20.1933	Яркозеленые	Водная при температуре кипения	0,009	0,014	0,014	0,024	0,024	0,024	0,029	0,055	0,095	0,110
25	20.1933	"	Вода с поташом	0,020	0,020	0,020	0,020	0,020	0,030	0,035	0,068	0,101	0,150

На основе этих результатов можно предположить, что ген розовой окраски Pk является модификатором, действующим на увеличение способности проникновения пигмента каротина из крови в шелкоотделительную железу. Действительно, телесная окраска коконов определяется действием одного гена Cf и дает слегка розоватый оттенок, в комбинации с геном усилителем Cpk получается интенсивный однотонный розовый цвет, происходящий, по нашим данным, за счет увеличения каротина.

При рассмотрении коэфициентов поглощения экстрактов, полученных от действия разных растворителей, мы видим, что во всех случаях наименьший коэфициент поглощения падает на интервал между 6 600 и 5 200 Å в красной части спектра и начинает возрастать от 5 200 до 4 400 Å, т. е. от синей части спектра к фиолетовой. В среднем коэфициент поглощения достигает в зоне наименьшего поглощения от 0,002 до 0,024 и в зоне наибольшего поглощения от 0,266 до 0,014.

Что касается хода кривой, то наибольшей крутизной отличаются кривые растворов в петролейном эфире розового пигмента, а в метиловом спирте — Cy. В отношении зеленого пигмента мной не получена такая крутизна кривой, как в данных д-ра Дуче, но она ясно отличается от кривых желтого пигмента.

Мы видим, что пигменты коконов, окрашенных в желтый, телесный и розовый цвета, принадлежат к одной хромогенной группе каротиноидов. Различие в типах окраски определяется действием различных генов на количественное отношение того или другого пигмента этой группы при проникновении из крови в шелкоотделительную железу. Зеленый пигмент, безусловно, относится к другой группе пигментов; по определению проф. Юччи, он относится к группе флавонов. Фенотипическое проявление этого пигмента определяется особыми наследственными факторами, до сих пор точно не определенными.

Полученные нами данные по исследованию действия различных генов подтверждаются данными Манунта (1934), полученными при исследовании окраски различных слоев коконов у различных пород; там также получается значительное увеличение отложения каротина и ксантофилла в вытяжке из наружного слоя кокона розовой породы, а также наличие большого количества каротина в коконах оранжевой породы. Исследования Косминского показали, что оранжевый кокон получается при взаимодействии генов Cy, Cf и Cpk. Телесная окраска в чистом виде Манунта не исследовалась. Из данных этого автора по исследованию расы Фоссомброне (которая относится к телесным, желтым внутри) мы видим, что у нее каротина больше, чем у китайской золотой (тип Cy), но меньше, чем у розовой.

4. Действие температуры

Данные по изменениям окраски коконов под влиянием температуры в работах Ватанабе (1922), Уда (1922) и Огура (1931) чрезвычайно противоречивы. По одним данным, температурные воздействия вызывают эпистаз гена Cy, по другим его гипостаз по отношению к гену Cf.

Кроме того, нами обнаружено как в потомстве типа Cl светлого, так и в потомстве типа Cx крайнее разнообразие оттенков и наличие обоих типов. Ввиду получения при других условиях однород-

ного потомства, возникает вопрос, не вызывается ли такое разнообразие влиянием внешних условий.

Ввиду важности этих вопросов были поставлены опыты по воздействию повышенной и пониженной температуры на изменение окраски коконов желтого цвета типов Cy, Cx, Cl, а также телесного и розового цвета и по влиянию этих температур на взаимодействие гена Cy с генами Cx, Cf, Cpk и последних трех между собой.

По техническим условиям не имелось возможности проводить выкормку червей различных возрастов при различных температурах и мы должны были ограничиваться последней стадией. Для опытов брались черви пятого возраста, взошедшие уже на коконник, но не начавшие мотать кокон. Часть червей помещалась в термостат при температуре + 31°, другая часть на холодильник при температуре + 11°, контроль находился в червоводне при переменной температуре в среднем около 22°. Перед помещением в термостат окраска крови наблюдалась через ложноножки, а кроме того, наблюдалась окраска железы путем вскрытия части червей. У червей, давших коконы, снаружи окрашенные в яркие цвета, гемолимфа была бесцветная, а железа ярко окрашенной; у червей, замотавших наружные слои кокона белые или слабо окрашенные, гемолимфа была яркого цвета, а железа либо бесцветная, либо слегка окрашена. Выводки брались из тех же серий, которые пошли на размотку.

Данные табл. 8 показывают, что температура вызывает совершенно определенное изменение действия гена, определяющего тип Cx.

В контроле среди окрашенных коконов мы получаем как тип Cx, так и Cl светлый и переходы между ними; при повышенной температуре замечается более резкое проявление типа Cx и во всяком случае более яркая окраска внутри кокона. При пониженной температуре все коконы имеют окраску снаружи и внутри оттенка IV или III и II, т. е. получается тип Cl. Следовательно, в данных выводках наблюдается при воздействии разных температур изменение способности секреторной клетки шелкоотделительной железы воспринимать на поздних стадиях пигменты из гемолимфы. Именно при пониженной температуре пигмент начинает поступать в железу раньше, но менее интенсивно, чем при повышенной температуре. Отсюда мы имеем полное основание утверждать, что при воздействии пониженной температуры на особей с геном Cx можно вызвать появление типа Cl светлого.

Это предположение подтверждается опытами над потомством особей типа Cl (табл. 9). В потомстве Cl светлых мы получили ту же картину, что и в потомстве типа Cx, т. е. при повышенной температуре тип Cx резко выраженный, при пониженной температуре особей, близких к типу Cl светлый и ни одного типичного Cx, в контроле же—смесь тех и других.

В опытах, поставленных с целью исследования влияния температуры на действие гена Cf (табл. 10) при повышенной температуре нами не получено характерного розоватого оттенка. Вполне вероятно, что зеленый цвет типа 2 его замаскировывает. При воздействии пониженной температуры мы получаем 14 коконов с ясным розоватым оттенком, что приводит к некоторому потемнению телесных коконов. То же замечается и в контроле.

Теперь рассмотрим влияние температуры на взаимодействие трех генов, а именно генов Cy, Cf и Cx (табл. 11). Взята была самка Оро, гомозиготная по гену Cy с генетической структурой CyCycxcxcfcf,

а самец Майелла, гомозиготный по генам Cf и Cx, генотип CfCfCxCxcycy, стало быть, все потомство должно быть генотипа CycyCfcfCxcx. При повышенной температуре мы имеем большинство коконов, снаружи более близких к типу Майелла, и меньшинство коконов, яркожелтых, близких к типу Оро. При пониженной температуре снаружи наблюдается только оттенок IV, контроль дает все переходы. По окраске внутри кокона при воздействии всех принятых нами в опыте температур все коконы оказались оттенка V за исключением пяти коконов контроля, более темных внутри (оттенок VI) (табл. 11).

Таким образом, мы не имеем ни в одном случае полного эпистаза гена Cy. Взаимодействие особенно резко сказалось при пониженной температуре, дав оттенок IV. Несколько неясные результаты этих опытов следует объяснить тем, что они начаты на слишком поздней стадии. Поэтому эти данные интересно сопоставить с результатами наших выкормок в Кутаисе и Виннице. Во время выкормки в Кутаисе при температуре на последнем возрасте червей и во время завивки в 25° потомство от скрещивания самки Оро с самцами Асколи дало полный эпистаз гена Cy, коконы получились все типа Оро; аналогичное скрещивание, проведенное в Виннице при температуре во время завивки ниже 22°, дало все коконы переходные. Типичных Оро среди них не встречалось. Выкормка при температуре 16° на последнем возрасте червей и во время завивки потомства от скрещивания Майелла на Оро дала полный эпистаз типа Майелла.

Табл. 12 представляет результаты по изучению влияния температуры на взаимодействие гена Cf, Cpk и Cx. Самка Сычуан была гомозиготна по генам Cf, Cx и Cpk; самец был взят анализатор, т. е. желтокровный белококонный. В потомстве мы получили розовые и желтые коконы. Оба выводка (120—121) сходны по заметному побледнению розовой и желтой окраски при пониженной температуре. Что касается повышенной температуры, то она дает интенсивно розовую окраску, желто-розовую и слегка желтоватую; внутренний слой кокона окрашен либо в оттенок VI, либо в V. Внутренняя окраска при 11° получается оттенка IV или III, так нередко встречавшихся нам при взаимодействии генов Cy с Cx или Cf, Cg и Cx. Контроль выводка 120 дает только бледнорозовые коконы, в то время как выводок 121 дает как бледнорозовые, так и более интенсивно розовые. Возможно опять-таки сказалось колебание температуры в червоводне в сторону ее падения в момент завивки коконов из выводка 120. На внутренней стороне мы наблюдаем ту же закономерность, что и при исследовании типов Cx или Cl светлого: при повышенной температуре яркая окраска, при пониженной — бледная.

Итак, результаты наших опытов по воздействию температуры на действие генов Cf и Cpk позволяют нам утверждать, что повышенная температура вызывает более интенсивную розовую окраску, возможно, путем увеличения процента каротина, проникающего из гемолимфы в железу; пониженная температура, напротив, ослабляет это действие, чем уменьшает степень окрашенности кокона.

Эти данные противоположны тем, которые получены Огура (1931). Этим исследователем получено посветление розовой окраски при 25° и потемнение при 22—22,5°.

Резюмируя результаты этих опытов, мы приходим к следующим заключениям.

1. Типы Cx и Cl светлый, повидимому, определяются одним и тем же геном, а появление того или другого типа обусловливается влиянием температуры. При более высокой температуре тип Cx,

Таблица 8. Тип Cx

№	№ выводка	Количество коконов	31° повышенная температура		Количество коконов	11° пониженная температура		Количество коконов	22° контроль	
			окраска			окраска			окраска	
			снаружи	внутри		снаружи	внутри		снаружи	внутри
1	158.1933	20 6 3	1 гр. б. III : 2—III : 4 2	V IV : V III : 4	5 9 5	I III : 2 I	III : II III : 2 III : 4	56 40 12	1 гр. б. III : 4 I	V III : 2 III : 4—III : 2
2	156.1933	7	1 гр. б.—II	V	1 1 1 5	II II 3 : III II : 2	III II I III : 2	9 30	IV II	IV IV
3	160.1933	1	II	V	1 1	II III : 1	III : 4 IV	58	II	V

Таблица 9. Тип Cl

№	№ выводка	Количество коконов	31° повышенная температура		Количество коконов	11° пониженная температура		Количество коконов	22° контроль	
			окраска			окраска			окраска	
			снаружи	внутри		снаружи	внутри		снаружи	внутри
1	175.1933	9	I	V	11 1	III : 2 IV	III : 2 III	62 45	III I гр. б.	III V
2	177.1933	4	III с розов.	VI	—	—	—	10 9 18 3	II с розов. I II : 2 II	VI апельсинов. III : 3 III : 3 IV

Таблица 10. Cf

№	№ выводка	Количество коконов	31° повышенная температура		Количество коконов	11° пониженная температура		Количество коконов	22° контроль	
			окраска			окраска			окраска	
			снаружи	внутри		снаружи	внутри		снаружи	внутри
	171.1933	5	2	I	4	2	I	5	2	I
		4	I	I	4	I	I	6	I	I
		9	II : 2	I	5	II : 2	II	7	II : 2	I
		25	II : 2	I	14	II с розов.	I	14	II	I

Таблица 11. Cy Cf Cx

№	№ выводка	Количество коконов	31° повышенная температура		Количество коконов	11° пониженная температура		Количество коконов	22° контроль	
			окраска			окраска			окраска	
			снаружи	внутри		снаружи	внутри		снаружи	внутри
	126.1933	3	VI	V	19	IV	V	5	VI	VI
		18	II	V				15	V	V
								1	IV	V

Таблица 12. Cf Cpk Cx

№	№ выводка	Количество коконов	31° повышенная температура		Количество коконов	11° пониженная температура		Количество коконов	22° контроль	
			окраска			окраска			окраска	
			снаружи	внутри		снаружи	внутри		снаружи	внутри
1	120.1933	17	Яркорозовая	VI	2	Бледнорозовая	III	25	Бледнорозовая	V—IV
		2	Желто-розовая	VI	1	Желто-розовая	IV	28	III	IV
		4	III	V	4	II	III			
2	121.1933	23	Интенсивно-розовая	V	18	Бледнорозовая	III	50	Интенсивно и бледнорозовая	VI - V
		17	Желто-ровозая	VI	26	IV	III	57	IV	III
		10	II	V						

при более низкой- тип Cl. Температура, при которой шла завивка коконов в контроле (20—22°), является, повидимому, той температурой, при которой получаются переходные формы: некоторые колебания в критический период развития гусеницы могут вызывать появление в контроле, кроме переходных форм, также и типичных Cx или Cl светлых.

2. Мы можем определить следующие типы, получающиеся как результат взаимодействия типа Cy (Оро) CfCx (Майелла): а) полный эпистаз Cy; б) оба гена проявляют полное действие; в) полный эпистаз типа Cx или Cl. Все эти типы могут быть связаны переходами.

3. Повышенная температура повышает интенсивность розовой окраски, а пониженная повышает интенсивность телесной. Последнее наблюдение требует еще дополнительной проверки.

5. Выводы

1. При размотке коконов из потомства типов Cx и Cl светлого обнаружена возможность проявления светложелтой окраски внутри и снаружи кокона, регистрируемого нами по нашей шкале желтых цветов как оттенок III, т. е. типа Cl светлого, одновременно с этим замечено, что появляются также и коконы светлые снаружи, но с интенсивной окраской внутри, т. е. тип Cx.

2. При размотке коконов типа Cf обнаружена телесная окраска до 5—6-й стометровки шелковой нити, что говорит за возможность более продолжительного действия этого гена, так как обычно ген Cf определяет телесную окраску кокона только на первых двух стометровках.

3. Сочетание генов Cf, Cx и Cy дает или отсутствие эпистаза гена Cy, или неполный эпистаз гена Cy. Возможны два типа взаимодействия: последовательное действие Cy и Cx или же задержка действия Cy, дающая на наружных слоях кокона окраску оттенка IV.

4. Особи, гетерозиготные по розовой окраске при размотке их коконов, дают распределение пигмента розового на одной или двух первых стометровках, стало быть, распределение следует той же закономерности, как в случае с телесными коконами.

5. При воздействии температуры на потомство типа Cx обнаружено, что пониженная температура вызывает появление типа Cl светлого, между тем как при повышенной температуре и отчасти в контроле получается тип Cx.

6. Это повторяется при опытах в потомстве типа Cl светлого.

7. Данные по размотке и по влиянию температуры заставляют признать, что тип Cx и тип Cl светлый определяются одним и тем же геном, который по приоритету назван Cx (Огура).

8. Тип Cf под действием пониженной температуры (11°) дает потемнение телесной окраски, под действием повышенной температуры (31°)—посветление ее.

9. При комбинации генов Cy, Cx и Cf результаты получены сходные с приведенными раньше, а именно промежуточные формы, с повышением действия Cf и Cx при пониженной температуре (11°), и частичный эпистаз Cy при действии повышенной температуры.

10. При воздействии температуры на розовую окраску кокона повышенная температура (31°) дает потемнение окраски, пониженная температура (11°)—посветление. Контроль (22°) дает все переходы.

11. Пигменты типа Cy дают процентное отношение ксантофилла выше, чем каротина.

12. Пигменты типа Cl светлого совсем не дают каротина, а только ксантофилл.

13. Пигменты типа Cf (телесная окраска кокона) дают процент каротина значительно выше, чем ксантофилла.

14. Пигмент розовой окраски кокона дает высокое процентное отношение каротина по сравнению с ксантофиллом, причем это отношение еще выше, чем у телесных коконов.

15. Наибольшая однородность окраски нити по всей длине, необходимая для технических целей, наблюдается при сочетани действия генов Cy, Cf и Cx.

ЛИТЕРАТУРА

1. Jucci C., Arch. Zool., XV, 1930.—2. Jucci C., Indigeno. Atti. Accad. Lincei, XI, 1930.—3. Jucci C., Ibidem, vol. XII, seria 6a 2o semp. fasc 3—4, 1930.—4. Jucci C., Rend. Accad. Lincei, XI, 1930.—5. Jucci C., Zeitschrift für ind. Abst.- u. Vererbungsl, Bd. LXV, Heft 2, 1933.—6. Jucci C., Ibidem, vol. XIV. A XI. Congr. Intern. Zool. Padova, vol. III, 1932.—7. Jucci C.. Boll. della Società Italiana di biologia sper. VII (Anno X). 1932.—8. Jucci C. e Manunta, Rend. Acc. Lincei, 15, 1932.—9. Duce W., Sol. it Biol. Sper. VI[3], 1932.—10. Duce W., Boll. Soc. it. Biol. Sper., VI, 1931.—11. Демяновский С. и Раковская М., Труды Шелководной станции РСФСР, том III, вып. 1—4, 1928.—12. Косминский П. и Файнберг Л., Зоол. журн., том XII, 1933.—13. Он же и Гофман А., Зоол. журн., том XIII. вып. 2, 1934.—14. C. Manunta, Atti. d. Soc. d. Natur. e. Maem. di Modena, 65, 1934.—15. Сим В., Испытание шелка-сырца, 1932.—16. Vanev G. et Pelosse L., Comptes Rendus des séances de l'Acad. des Sciences, 1922.—17. Vanev C. et Pelosse J., C. R. des séances de l'Acad. des Sciences, 1922.—18. Verson, Zoologischer Anzeiger. XXVII, 1904.

MATERIALS OF THE GENETICS OF THE MULBERRY SILKWORM

XVI. THE ACTION OF GENES DETERMINING THE YELLOW COLOUR OF THE COCOON

by L. Feinberg

1. On unwinding cocoons, belonging to the offspring of types Cx and Cl light, the possibility of the appearance both inside and outside the cocoon of a certain light-yellow colour was found out, this according to our scale of yellow colours, is classified as shade III, i. e, of the type Cl light. At the same time it was observed that there appeared also cocoons light from outside, but intensively coloured inside, that is to say of the type Cl.

2. On unwinding cocoons of the type Cf, the flesh colour for about 5—6 hundred meters of the silk thread was found out, which indicates the possibility of the action of this gene being of a longer duration, because the gene Cf usually determines the flesh colour of the cocoon but for the space of the first two hundred meters.

3. The combination of Cf, Cx and Cy genes causes either the absence of the epistasis of Cy gene or an incomplete epistasis of that gene. Two types of interaction are possible: a successive action of Cy and Cx or an inhibition of the action of Cy, resulting in the appearance of IV shade on the cocoon's outer layers.

4. Individuals heterozygous for pink colour, their cocoons unwound, show the distribution of pigment for the space of one or two first hundred meters, which signifies that the distribution follows the same rules as in the case of flesh coloured cocoons.

5. As to the effect of temperature, it was observed, that the decreased temperature serves to produce the appearance of the type Cl light,

meanwhile with increase in temperature and even partly in control the type Cx is obtained.

6. In experiments the same happens to occur among the offspring of the type Cl light.

7. Data obtained with regard to the unwinding and the effect of temperature make one to acknowledge that the types Cx and Cl light are determined by the same gene named by priority Cx (Ogura).

8. The type Cf under the action of decreased temperature (11°C) shows a darkening of the flesh colour, which, on the contrary, with increase in temperature (31°C) grows lighter in the above type.

9. The results of the combinations of genes Cy, Cx and Cf were similar to the above described, viz. intermediate forms with increase in the action of Cf and Cx at low temperature (11°C) and a partial epistasis of Cy under the action of a higher temperature were obtained.

10. Being exposed to the effect of temperature, the pink colour grows darker at 31° C and lighter at 11°C. The control (22°C) shows all the nuances.

11. Pigments of the type Cy show a higher percentage of xanthophyll, as compared with that of carotine.

12. Pigments of the type Cl light give only xanthophyll, without carotine being present.

13. In pigments of the type Cf (flesh colour of the cocoon) the percentage of carotine is much higher than that of xanthophyll.

14. The pigment of cocoon's pink colour shows a high percentage of carotine in comparison with that of xanthophyll, this percentage being still higher in flesh coloured cocoons.

15. The greatest uniformity of colour along the whole length of the thread, necessary for technical purposes, is to be observed as a result of the combined action of genes Cy, Cf and Cx.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

О ПРОЦЕССЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА У НЕКОТОРЫХ INFUSORIA ENTODINIOMORPHA

А. Стрелков и Ю. Полянский

Из лаборатории зоологии беспозвоночных Петергофского биологического института

Наши предыдущие исследования над изменчивостью в клонах некоторых Ophryoscolecidae[1] показали чрезвычайно широкий размах вариаций у некоторых представителей этого семейства. Одним из наиболее „пластичных" видов оказался Entodinium caudatum, модификационные изменения которого в клоне далеко вышли за предполагавшиеся прежде границы этого вида, захватив и соседние „виды" (а именно Ent. simplex и Ent. loboso—spinosum рис. 1).



Рис. 1. Entodinium caudatum. Разные вариации в клоне, расположенные в шесть классов: I класс — типичные Ent. caudatum с хорошо развитыми хвостовыми отростками и длинным спинным шипом; II—то же, но с коротким шипом; III—то же, но с укороченными и затупленными всеми хвостовыми отростками; IV — типичный Ent. loboso—spinosum; V—то же, но с коротким шипом и VI—типичный Ent. simplex без отростков на заднем конце

Дальнейшие исследования в этом направлении позволили установить, что одним из основных факторов, вызывающим эти изменения, является пищевой режим хозяина, отражающийся соответственно и на питании инфузорий.

В настоящей статье мы хотим кратко изложить результаты анализа некоторых „исключений" из того общего правила, согласно

[1] См статьи: 1. Zoolog. Anzeiger, том 107, стр. 215, 1934. 2. Ученые записки Педагогического института им. А. И. Герцена, том I, вып. 1, стр. 88, 1935. 3. Труды Петергофского биологического института, том XV, стр. 115, 1935.

которому богатый крахмалом корм вызывает развитие шипов у Ent. caudatum, травяной же режим превращает его в Ent. simplex. Изучение этих исключений „позволило" нам раскрыть еще один фактор, имеющий существенное значение в определении фенотипа Ent. caudatum.

Поводом для постановки изложенных ниже экспериментов послужило следующее наблюдение. В одной из опытных коз[1] (№ XVI) клон Ent. caudatum длительно (с августа 1934 до апреля 1936 г.) находился в состоянии „caudatum" (табл. 1).

Таблица 1. Изменения инфузорий в клоне XVI Ent. caudatum, биотип A[2]

Время взятия пробы	Классы инфузорий						Примечание
	I	II	III	IV	V	VI	
30.VII.1933	99	1					
2.VIII	94	3	3				
4.VIII	78	12	9		1		
6.VIII	55	17	12		8	8	
8.VIII	39	8	12		17	24	Появляется Ent. vorax
10.VIII	16	10	21	1	8	44	
14.VIII	4	10	31	2	11	41	
20.VIII	33	39	26	2			
27.VIII	89	8	3				
5.IX	100	13	1				
11.IX	86						
17.IX	100						
23.IX	94	3	3				
29.IX.1933	100						
29.VII.1934	100						
29.VII.1935	100						
29.III.1936	100						

Встречались лишь особи, относящиеся к I классу с хорошо развитыми всеми тремя хвостовыми отростками (см. рис. 1 в нашей статье в I томе „Ученых записок"). Это постоянство обнаруживалось при всяких пищевых режимах. Изменение кормов, которое в других опытных животных приводило к соответственным изменениям фенотипа Ent. caudatum, в козе XVI не производило эффекта.

Между тем никаких существенных различий в характере содержимого рубца козы XVI от других коз не наблюдалось, pH в рубце также не отличался от других коз. В течение более чем полуторалетних наблюдений за клоном XVI мы в разное время шесть раз производили пересев Ent. caudatum в других опытных, стерильных в отношении инфузорий, коз. При этом всякий раз, как только пересеянные инфузории развивались в новый клон, они обнаруживали характерную широкую амплитуду изменений и обычную для Ent. caudatum зависимость фенотипа от пищевого режима (табл. 2).

Таким образом, клон XVI Ent. caudatum отнюдь не утерял свою широкую норму реакции. Очевидно, в козе XVI были какие-то своеобразные факторы, которые этой изменчивости не давали возможности проявиться. Единственным известным нам различием в условиях существования Ent. caudatum в рубце козы XVI от

---

[1] О методике постановки клонов см. в цитированных выше статьях.

[2] Инфузории в этой и следующих таблицах разбиты на классы (см. рис. 1). Цифры выражают количество инфузорий того или иного класса в процентах в данной пробе.

Таблица 2. Изменение инфузорий в козах XVIII, XXVI, XXX и баране XXVIII, куда Ent. caudatum были пересажены из XVI козы с хорошо развитыми хвостовыми отростками

	Классы					
	I	II	III	IV	V	VI
XVIII 5.X.1933	10	4	4	1	9	72
5.XI	26	9	22		9	36
5.XII.1933	18	18	23		7	34
5.VI.1934	2	1	1	1	8	86
26.VII	2	1	2		2	93
XXVI 8.VII.1934	97	3				
23.VII	93	6	1			
XXVIII 17.VII.1934	79	2	5	2	4	8
(баран) 29.VII	66	2	6		5	21
11.VIII	37	6	12	1	10	34
22.VIII	37	16	7		13	27
XXX 23.I.1935	100					
17.II	96	4				
11.III	85	10	2			
5.IV	70	11	12		3	4
29.IV	80	10	9		1	
23.V	42	23	15		8	12
5.VI	1	6	8	2	13	70
17.VI		9			6	86

других коз было то, что в этой козе, параллельно и вместе с Ent. caudatum мы вели клон Entodinium vorax, который в других козах отсутствовал. В связи с этим нами и было сделано предположение, согласно которому Ent. caudatum в присутствии Ent, vorax всегда принимает форму „caudatum". Для проверки этой гипотезы и выяснения характера действия Ent. vorax на Ent. caudatum, если таковое действительно имеет место, нами была поставлена серия экспериментов.

Опыт сводился к тому, что в рубец опытной козе с клоном Ent. caudatum экспериментально вводился дополнительно Ent. vorax. Опыт был поставлен на восьми козах. При этом были взяты животные, находившиеся на травяном режиме более или менее длительный срок, в связи с чем среди Ent. caudatum преобладали особи бесшипные (VI класс) или короткошипные, типичных же „caudatum" (I класс) было относительно немного. В некоторых из этих клонов инфузорий I—V классов встречалось настолько мало, что при просмотре 100 экземпляров они обычно не попадали в поле зрения. Встречались почти исключительно формы „simplex". Часть использованных для опыта клонов относилась к нашему биотипу *A* (клоны XVIII, XXXIII, XXXIV, XXXV, XXXVI и XXXVII), часть к биотипу *B* (XXI и XXXII). Для большей ясности результата эксперимента нами было соблюдено еще следующее условие. Козы XXXIII и XXXIV были заражены инфузориями одновременно из одного источника (из XVI) и содержались на совершенно одинаковом пищевом травяном режиме, но Ent. vorax вводился не одновременно. Сначала он был введен XXXIII козе. Таким образом, XXXIV коза являлась контрольной и в свою очередь была заражена Ent. vorax лишь после того, как закончились изменения в клоне XXXIII. Точно так же и клон в козе XXXV имел контролем клон XXXVI (одновременные заражения Ent. caudatum). В козу XXXVI Ent. vorax совершенно введен не был. Кроме того, контролем для опыта служил еще

ряд клонов биотипов А и В, которые велись без Ent. vorax и использовались нами для других экспериментов.

Результаты поставленного эксперимента сведены в табл. 1 и 3—8.

Таблица 3. Изменение Ent. caudatum A в козах XXXIII и XXXIV до и после введения Ent. vorax

Время взятия пробы	XXXIII							XXXIV						
	Классы						Примечание	Классы						Примечание
	I	II	III	IV	V	VI		I	II	III	IV	V	VI	
17.VIII.1935	88	99	6	—	1	1		35	24	35	—	2	4	
23.VIII.1935	44	32	19	—	2	3		74	20	3	—	—	3	
29.VIII.1935	18	17	22	—	3	40		47	18	13	—	4	18	
5.IX.1935	3	8	19	—	13	57		41	22	17	—	2	8	
11.IX.1935	32	15	26	—	3	24	Появляется Ent. vorax	29	10	19	—	5	37	
12.IX.1935	69	15	15	—	2	6		—	—	—	—	—	—	
13.IX.1935	62	21	8	—	1	8		—	—	—	—	—	—	
14.IX.1935	74	23	2	—	1	—		—	—	—	—	—	—	
16.IX.1935	95	5	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	
17.IX.1935	100	—	—	—	—	—		18	18	11	—	7	46	
23.IX.1935	99	1	—	—	—	—		28	18	14	—	6	34	
29.IX.1935	100	—	—	—	—	—		34	22	8	3	5	28	
5.X.1935	100	—	—	—	—	—		32	16	10	—	3	39	Появляется Eht. vorax
11.X.1935	100	—	—	—	—	—		8	15	24	—	5	28	
12.X.1935	—	—	—	—	—	—		44	16	10	—	9	21	
13.X.1935	—	—	—	—	—	—		100	—	—	—	—	—	
14.X.1935	—	—	—	—	—	—		100	—	—	—	—	—	
15.X.1935	—	—	—	—	—	—		100	—	—	—	—	—	
29.X.1935	—	—	—	—	—	—		100	—	—	—	—	—	

Таблица 4. Изменения Ent. caudatum A в козах XXXV и XXXVI до и после введения Ent. vorax

Время взятия пробы	XXXV							XXXVI					
	Классы						Примечание	Классы					
	I	II	III	IV	V	VI		I	II	III	IV	V	VI
17.VIII.1935	85	10	4	—	1	—		92	8	—	—	—	—
29.VIII.1935	59	32	9	—	—	—		71	18	7	—	3	1
11.IX.1935	42	33	11	1	7	6		46	17	18	—	5	14
23.IX.1935	40	23	21	—	7	9		58	28	9	—	3	2
5.X.1935	41	20	26	1	6	6		58	17	15	—	2	8
17.X.1935	30	15	24	—	7	24		55	14	21	—	5	5
23.X.1935	13	11	34	—	5	37	Появляется Ent. vorax	43	14	21	—	8	14
25.X.1935	44	27	16	1	3	9		—	—	—	—	—	—
26.X.1935	94	6	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—
29.X.1935	98	2	—	—	—	—		34	18	26	1	5	16
5.XI.1935	100	—	—	—	—	—		34	34	15	1	2	14

Из приведенных таблиц видно, что во всех без исключения случаях введение Ent. vorax через короткое время вызывало „превращение“ клонов в типичных Ent. caudatum (класс I) и последующее сохранение их в этом состоянии.

При этом нужно иметь в виду то обстоятельство, что во все время опыта козы содержались на травяном режиме или зимой на

Таблица 5. Изменения Ent. caudatum A в козе XXXVII до и после введения Ent. vorax

Время взятия пробы	Классы						Примечание
	I	II	III	IV	V	VI	
17.VIII.1935	—	4	6	—	4	86	
23.VIII.1935	1	1	4	—	9	85	
29.VIII.1935	1	—	—	—	1	98	
5.IX.1935	—	2	1	—	3	94	Появляется Ent. vorax
11.IX.1935	—	—	1	—	4	95	
17.IX.1935	96	4	—	—	—	—	
23.IX.1935	22	11	22	—	8	37	
29.IX.1935	100	—	—	—	—	—	
5.X.1935	100	—	—	—	—	—	
11.X.1935	100	—	—	—	—	—	

Таблица 6. Изменения Ent. caudatum B в козе XXI до и после введения Ent. vorax

Время взятия пробы	Классы						Примечание
	I	II	III	IV	V	VI	
29.VI.1935	—	—	—	—	—	100	
29.VIII.1935	—	—	—	—	—	100	
17.IX.1935	—	—	—	—	1	99	Появляется Ent. vorax
23.IX.1935	96	4	—	—	—	—	
29.IX.1935	99	1	—	—	—	—	
5.X.1935	100	—	—	—	—	—	
29.X.1935	100	—	—	—	—	—	
29.I.1936	100	—	—	—	—	—	
29.III.1936	100	—	—	—	—	—	

Таблица 7. Изменения Ent. caudatum B в козе XXXII до и после введения Ent. vorax

Время взятия пробы	Классы						Примечание
	I	II	III	IV	V	VI	
17.X.1935	98	2	—				
17.XI.1935	36	10	—	2	15	37	
29.XI.1935	16	8	—	—	4	72	Появляется Ent. vorax
5.XII.1935	2	2	1	—	5	90	
17.XII.1935	3	1	1	—	7	88	
23.XII.1935	57	10	3	—	4	26	
29.XII.1935	64	9	3	—	2	22	
5.I.1936	100	—	—	—	—	—	
5.II.1936	100	—	—	—	—	—	
5.III.1936	100	—	—	—	—	—	
29.III.1936	100	—	—	—	—	—	

сенном, который способствует как раз обратным изменениям превращению Ent. caudatum в бесшипную форму simplex. Возникает вопрос: каков же механизм воздействия Ent. vorax на Ent. caudatum? Предположение о том, что Ent. vorax вызывает изменение среды, которое в свою очередь влияет на Ent. caudatum, несомненно, отпадает. Ent. vorax обычно присутствует в неболь-

Таблица 8. Изменения Ent. caudatum *A* в козе XVIII до и после введения Ent. vorax и после вторичного исчезновения Ent. vorax

Время взятия пробы	Классы I	II	III	IV	V	VI	Примечание
29.V.1935	—	—	—	—	—	100	
5.VI 1935	—	—	—	—	—	100	Появляется Ent. vorax
17.VI.1935	99	1	—	—	—	—	
23.VI.1935	100	—	—	—	—	—	
29.VI.1935	100	—	—	—	—	—	
29.VII.1935	100	—	—	—	—	—	
29.VIII.1935	100	—	—	—	—	—	
23.XI.1935	48	5	14	1	4	28	Исчезает Ent. vorax
5.XII.1935	21	7	22	1	8	41	
23.XII.1935	24	7	8	4	8	45	
17.II.1936	—	1	2	—	8	89	

шом количестве, влиять сколько-нибудь значительно на состав пищевой массы в рубце он не может. pH в рубце от присутствия Ent. vorax не меняется: во время опыта pH в содержимом рубце XXXIII и XXXIV козы колебался в очень узких пределах: от 6,2 до 6,6, независимо от присутствия или отсутствия Ent. vorax. Механизм действия последнего на Ent. caudatum следует искать в особенностях биологии Ent. vorax. В отличие от большинства других Ophryoscolecidae эта инфузория является факультативным хищником. Наряду с растительными частицами из содержимого рубца Ent. vorax охотно пожирает и мелкие виды Entodinium. При этом Ent. vorax преимущественно пожирает такие формы Ent. caudatum, которые не имеют шипов (т. е. „simplex“, рис. 2) или имеют небольшие шипы. Пожирание типичных Ent. caudatum хотя и возможно, но происходит значительно реже. Таким образом, Ent. vorax путем пожирания бесшипных особей производит отбор. В конце концов, сохраняются лишь формы Ent. caudatum с длинными острыми шипами.

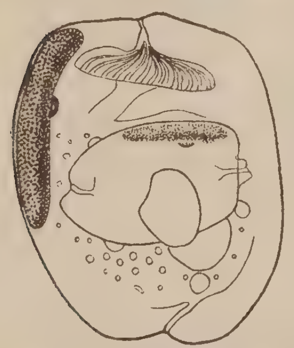


Рис. 2. Entodinium vorax из козы XXXIII, проглотившей бесшипного Ent. caudatum (650х)

Сказанное подтверждается следующими фактами. Мы подсчитывали соотношение классов Ent. caudatum, с одной стороны в содержимом рубца, а с другой внутри Ent. vorax (т. е. среди особей, уже заглоченных хищником). Получились, например, такие очень показательные числа (клон XXXIV, 12.X.1935):

Классы	I+II	III	IV	V	VI
В содержимом рубца	60	10	—	9	21
Заглоченные внутри Ent. vorax	20	8	—	8	64

Совершенно очевидно, что Ent. vorax отдает явное „предпочтение“ бесшипным формам, но и в пределах I класса (т. е. типичных Ent. caudatum) Ent. vorax преимущественно пожирает экземпляры с наиболее короткими шипами. Это вызывает своеобразный процесс постепенного „роста“ спинного шипа у Ent. caudatum, который продолжается и после того, как клон под воздействием Ent. vorax превратился в состояние „caudatum“. Это видно, например, из следующей таблицы (клон XVI, заражение Ent. vorax 27.VII.1933).

Длина спинного отростка Ent. caudatum в микронах

Дата	Lim.	M±m	(C в %)
8.VIII.1933	0—24,6	6,68±0,60	71,6
17.VIII	0—17,4	6,52±0,44	68,7
27.VIII	8,7—24,6	15,94±0,31	19,6
5.IX	8,0—28,8	19,58±0,39	20,0
17.IX	14,5—37,7	23,62±0,50	21,3
29 IX	16,0—33,5	24,06±0,36	10,8
11.X	21,7—40,6	30,26±0,34	11,2
23.X	32,0—49,6	30,46±0,43	10,6

Любопытно отметить, что коэфициент вариации при этом резко уменьшается. Это вполне естественно, так как вместо широкой амплитуды изменчивости в исходном клоне Ent. caudatum становится весьма однотипным с длинным спинным шипом.

Аналогичную картину удлинения спинного шипа в присутствии Ent. vorax мы наблюдали и в других клонах Ent. caudatum.

Серьезные доказательства в пользу нашей точки зрения о роли Ent. vorax, кроме приведенных фактов, дают наблюдения над соотношением плотоядных и растительноядных экземпляров Ent. vorax. Вначале, когда Ent. vorax вводится в клон, богатый бесшипными инфузориями, последние энергично поедаются хищником и поэтому внутри многих экземпляров Ent. vorax удается обнаружить их добычу. По мере того как происходит „превращение“ клона Ent. caudatum, число экземпляров Ent. vorax с заглоченными Ent. caudatum уменьшается. Это объясняется тем обстоятельством, что Ent. vorax, повидимому, лишь с большим трудом может заглатывать Ent. caudatum со спинным шипом.

В конце концов, по мере дальнейшего „превращения“ клона плотоядные Ent. vorax попадаются все реже и почти все особи его становятся „вегетарианцами“.

Это, видно, например, из следующей таблицы (клон XXXIV).

Дата	Классы Ent. caudatum в рубце						Ent. vorax[1]	
	I	II	III	IV	V	VI	вегетарианц.	плотоядные
12.X.1935	44	16	10	—	9	21	50	50
13.X.1935	100	—	—	—	—	—	94	4
14.X.1935	100	—	—	—	—	—	100	—
15.X.1935	100	—	—	—	—	—	100	—

Не следует думать, что Ent. vorax совершенно не может пожирать Ent. caudatum с шипами. Очень редко, но этот процесс наблюдается. Однако процент плотоядных Ent. vorax спускается ниже единицы. Поэтому при просмотре лишь 100 экземпляров плотоядные особи могут совсем не попасть в поле зрения, чем и объясняется наличие 100% вегетарианцев в приведенной выше таблице.

Весьма интересным и доказательным является сопоставление судьбы Ent. caudatum и Anoplodinium denticulatum в присутствии Ent. vorax. Работа С. Г. Киль по изменчивости A. denticulatum[2] показала, что эта инфузория очень сходно с Ent. caudatum реагирует на изменение пищевого режима. Сильные

[1] Соотношение в процентах.

[2] См. Ученые записки Педагогического института им. Герцена, том I, вып. I, 1935 стр. 96.

корма (овес и отруби) увеличивают число шипов у A. denticulatum. Напротив, травной режим вызывает появление бесшипных или малошипных форм. Anoplodinium не может служить пищей Ent. vorax в силу крупных своих размеров.

Нами был поставлен следующий эксперимент. В козу XXXII были введены параллельно клоны Ent. caudatum (биотип В) и Anoplodinium denticulatum. Коза содержалась на травяном режиме. Затем был введен Ent. vorax. К моменту его развития большинство Ent. caudatum были бесшипными (см. выше табл. 7), а Anoplodinium бесшипными и одношипными. Соотношение форм Anoplodinium к моменту введения Ent. vorax видно из следующих цифр:

Число шипов	0	1	2	3	4	5	6
Число Anoplodinium в %	13	62	18	2	1	2	2

Под влиянием Ent. vorax Ent. caudatum довольно скоро (табл. 7) превратился в типичную „шиповатую“ форму, но на Anoplodininium развитие Ent. vorax не оказало никакого влияния и он попрежнему оставался в главной своей массе в состоянии „anacanthum“ и „monacanthum“. Так, например, 5.I.1936, когда среди Ent. caudatum наблюдалось уже 100% особей I класса (табл. 7), среди Anoplodinium имелось следующее соотношение классов (в процентах):

Число шипов	0	1	2	3	4	5	6
Число инфузорий . .	17	56	11	4	8	1	3

Эти отношения чрезвычайно близки к тем, которые имели место и до введения Ent. vorax.

Изложенный выше эксперимент служит одним из доказательств того, что Ent. vorax действует на Ent. caudatum не путем изменения среды. Если бы менялась среда, то это, несомненно, вызвало бы соответствующие параллельные изменения Anoplodinium, что на самом деле не имеет места.

Еще одним лишним доказательством в пользу приведенного объяснения характера действия Ent. vorax на Ent. caudatum является наблюдение, которое нам удалось сделать над XVIII козой. Здесь длительно существовали одновременно клон Ent. caudatum и Ent. vorax. Первый из этих двух видов, как и должно было быть, обладал длинным спинным шипом (т. е. были особи I класса).

Для некоторых дальнейших экспериментов нам необходимо было освободить козу XVIII от инфузорий. Для этой цели мы прибегли к методу дефаунации медным купоросом. Однако дефаунация удалась только в отношении Ent. vorax. Ent. caudatum в этот раз изгнать не удалось. Через короткий промежуток времени (табл. 8) в клоне, кроме особей I класса, появились и особи других классов и через $2^1/_2$ месяца в клоне были особи главным образом VI класса (совсем бесшипные) [1].

За последние годы явление борьбы за существование среди Protozoa изучалось экспериментально в лаборатории проф. В. В. Алпатова в Москве, причем среди работ этого направления большой интерес представляют исследования Г. Ф. Гаузе (1933—1935). Изучая в экспериментально созданных микрокосмосах борьбу за существование между разными простейшими, Гаузе, в частности, исследовал и такие популяции, в

[1] Подобная картина наблюдалась еще в двух козах: в XVI и XXI, в которых в мае 1936 Ent. vorax исчез по невыясненным причинам, и сразу же, поскольку козы были на травяном режиме, начался сдвиг в сторону появления и увеличения в количестве бесшипных форм.

состав которых входил хищник. Ему удалось в общем подтвердить данные Лотка (1925) и Вольтерра (1926), согласно которым процесс уничтожения жертвы хищником должен вести к периодическим колебаниям численности обоих видов. Гаузе показал, однако, что действительные отношения могут быть очень разнообразны. Они в высокой степени зависят от биологических приспособлений компонентов системы и не укладываются в единую схему. Типичные колебания Лотка—Вольтерра имеют место лишь в очень примитивных системах. Повышение биологической приспособленности хищника повышает интенсивность нападения и может повести к полному уничтожению жертвы, что в свою очередь может обусловить вымирание хищника (напр., система Didinium—Paramaecium—бактерии). Мы не будем здесь больше останавливаться на изложении работ Гаузе [1], а перейдем к нашим собственным наблюдениям.

Рубец козы с его флорой и фауной представляет собой своеобразный микрокосмос. Он не является, однако, замкнутым, так как все время происходит, с одной стороны, приток пищи извне, с другой же — поступление (отток) содержимого рубца в следующие отделы желудка. Мы пытались выяснить количество Ent. caudatum и Ent. vorax в разные моменты описанных выше превращений. На прилагаемых кривых даны количества Ent. caudatum и Ent. vorax на 1 см³ содержимого рубца, на кривой XXXII клона, кроме того, показано и количество Anoplodinium.

Всюду наблюдается сходная картина.

По мере размножения хищника (Ent. vorax) количество жертвы (Ent. caudatum) падает. В некоторых случаях это падение является очень значительным, остаются лишь единичные особи Ent. caudatum. Можно предположить, что уменьшение числа Ent. caudatum является тем более значительным, чем больший процент бесшипных особей (особенно легко поедаемых хищниками) был в исходном клоне. Это видно из того, что наиболее значительное уменьшение количества Ent. caudatum имело место в клоне XXXVII и XXXII, где процент бесшипных Ent. caudatum (т. е. формы „simplex“) к моменту введения Ent. vorax был особенно высок. После падения количества Ent. caudatum начинается увеличение их числа (в результате усиленного размножения). При этом, однако, Ent. caudatum восстанавливается уже в новой форме типичного „caudatum“ с мощно развитым шипом, мало доступной для поедания хищником.

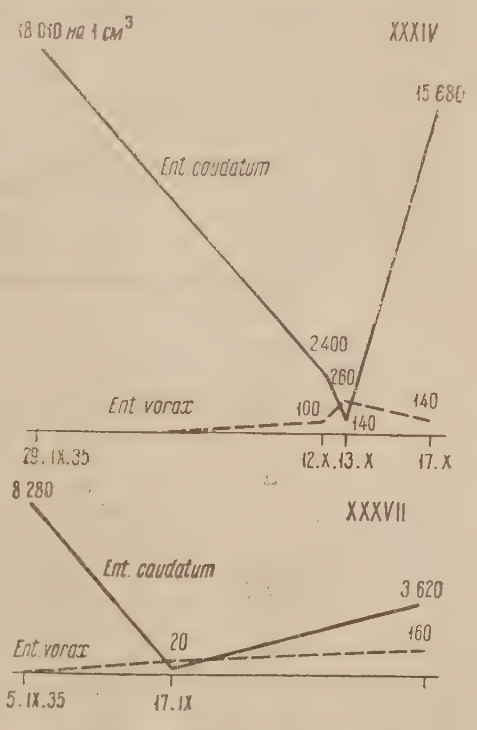


Рис. 3. Кривые количества инфузорий в 1 см³ содержимого рубца коз XXXIV и XXXVII. Сплошная линия показывает колебания количества Ent. caudatum, пунктирная—Ent. vorax

Таким образом, в результате отбора со стороны Ent. vorax хищник „превращает“ свою жертву в такое состояние, в котором она не может быть им же использована. После периода усиленного

[1] См. его работу в Зоологическом журнале, том XIV, стр. 243, 1935, где можно найти ссылки и на другие его статьи.

размножения Ent. vorax, связанного с поеданием Ent. caudatum, количество его падает, при этом Ent. vorax, как мы видели выше, переключается на другую пищу, он становится „вегетарианцем". Таким образом, и в нашем случае можно говорить о некоторых колебаниях количества жертвы и хищника. Однако эти колебания по сравнению с формулами Лотка и Вольтерра являются сильно усложненными рядом дополнительных биологических моментов.

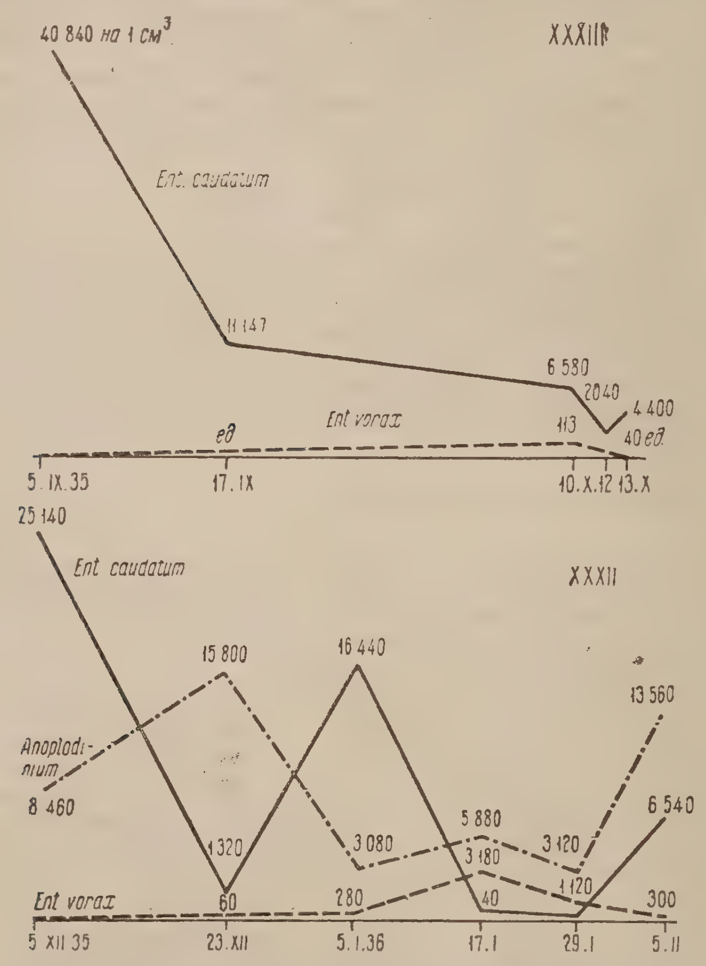


Рис. 4. Кривые количества инфузорий в рубце коз XXXIII и XXXII
——— Ent. caudatum — — — — Ent. vorax
—·—·—·— Anoplodinium

Количество Anoplodinium, который является до известной степени контролем по отношению к Ent. caudatum, хотя несколько и колеблется (что обусловлено, вероятно, внешними факторами), но отнюдь не обнаруживает тех характерных закономерных изменений, которые имеют место в отношении Ent. vorax—Ent. caudatum.

В заключение необходимо сделать несколько замечаний по вопросу о том, с какой же формой изменчивости мы имеем дело у Ent. caudatum. Имеющиеся в нашем распоряжении факты позволяют утверждать, что те изменения, которые укладываются в рамки 6 классов (от Ent. caudatum до Ent. simplex), суть модификации. За это прежде всего говорит наличие всех этих форм в одном

клоне и прямая зависимость от условий внешней среды [1]. Однако эти модификации обладают определенным „последействием“ в течение некоторого количества агамных поколений. На это указывают и наблюдения над изменением Ent. caudatum при смене пищевого режима, которое происходит не сразу.

Дело в том, что Ent. vorax не мог бы, как нам кажется, изменить фенотип Ent. caudatum, особенно в условиях травяного режима, если бы модификации не обладали известным „последействием“. При травяном режиме Ent. caudatum превращается в Ent. simplex. Если бы эти изменения происходили сразу, то Ent. vorax пожирал бы Ent. simplex и сохранение Ent. caudatum „вопреки“ условиям среды не могло бы иметь места. Лишь принимая, что изменения Ent. caudatum обладают известным последействием, можно представить себе, что Ent. vorax „отметает“ все появляющиеся уклонения в длине спинного шипа и поддерживает, таким образом, Ent. caudatum в „типичном“ состоянии. Следовательно, можно говорить о длительных модификациях Ent. caudatum.

Следовательно, и изученный нами случай отбора представляет собой отбор модификаций и именно длительных модификаций. В какой мере аналогичные явления, приводящие к изменению фенотипа в популяциях, широко распространены среди Protozoa? Возможны ли они у других организмов? Ответ на этот вопрос требует дальнейших специальных исследований.

ON NATURAL SELECTION IN SOME INFUSORIA ENTODINIOMORPHA

by A. Strelkoff and G. Poliansky

Summary

In the present paper some phenomena, observed in the struggle for existence and natural selection among certain infusoria of the family Ophryoscolecidae, are described. Entodinium vorax feeds not only on plant particles, but even on other smaller species of Entodinium, e. g., on E. simplex.

The latter species belongs to predators. In our earlier works [1] it had already been indicated that E. caudatum reveals a very brood variation amplitude. That species shows all the transitions from E. caudatum to E. simplex in its modification variability. But in the case of both E. vorax and E. caudatum being present in the stomach of a ruminant animal, the latter always occurs but in the typical form of caudatum with well developed spines.

Experiments specially arranged, show this transformation into a typical form to depend upon natural selection, E. vorax being in this instance the selecting factor.

Those predatory infusoria devour for the most part the spineless Entodinium forms or those with small spines at their posterior end. At the same time specimens of E. caudatum with typical large spines remain almost untouched. This process leads to the transformation of all E. caudatum into typical spiny forms within a short lapse of time. Thus the presence of E. vorax in the stomach gives rise to a definite phenotype of E. caudatum.

---

[1] См. цитированные на стр. 73 наши работы.

[2] See 1) Zool. Anz., vol. 107, p. 215, 1934. Travaux de l'Institut biologique de Peterhof, vol. XV, p. 1:5, 1935.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

РОСТ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ОРГАНИЗМА НАСЕКОМЫХ В СВЯЗИ С ВЛИЯНИЕМ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

И. Кожанчиков

Из зоологического института Академии наук СССР

I. ОБОСНОВАНИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МЕТОДИКА

В процессе экспериментальных исследований влияния факторов среды на жизнь насекомых мною сделан ряд наблюдений над изменением интенсивности энергетического обмена в жизненном их цикле и изменениями роста, вызванными влияниями среды. Эти наблюдения группируются около вопросов энергетики нарастания живого вещества личиночных фаз некоторых чешуекрылых в зависимости от условий среды; они примыкают к вопросам о причинах изменения длительности жизни половозрелой фазы, половой продукции и др. Сюда же примыкают и, как далее это показано, являются органически связанными с ними изменения в химизме особей, растущих в разных условиях среды, что также ведет к закономерным изменениям в дальнейшем цикле развития. Круг этих вопросов и является предметом настоящего исследования.

Данные по изменению интенсивности дыхания единицы живого вещества (константе Рубнера) в течение полного жизненного цикла насекомых в литературе мне не известны. Имеющиеся довольно многочисленные исследования касаются в огромном большинстве случаев какой-либо одной фазы развития, причем в подавляющем большинстве работ приводятся данные по интенсивности дыхания без связи ее с весом организма, что делает невозможным пересчет этих данных на единицу живого вещества.

Сведения по росту насекомых более многочисленны, однако большинство известных в литературе исследований затрагивает преимущественно механизм этого процесса, независимо от его закономерных изменений под воздействием внешних условий; это особенно справедливо в отношении насекомых, где уже в этом направлении достигнуто известное единство мнений; Brooks (1886), Dyar (1890), Brzibram und Meguzar (1912), Titschak (1924), Eidmann (1924), Bodenheimer (1927, 1932), Teissier (1928), Ludwig (1931, 1936) и другие работавшие в этом направлении более или менее сходятся в мнении, что возрастание размеров тела насекомых в период между линьками в отношении веса идет пропорционально коэфициенту 2, а в отношении длины $\sqrt[3]{2}$, т. е. 1,26, что связано с числом клеточных делений; если деление всех клеток тела происходит один раз, то вес возрастает вдвое, если же эти деления происходят большее число раз, то вес возрастает пропорционально этим величинам — 2^n или $1{,}26^n$. Необходимо отметить, что, по данным Ludwig (1931), число клеточных делений не всегда является полным, но нередко ограничивается частичным вторым, третьим и прочими делениями, почему степень возрастания веса или увеличения размеров далеко не всегда укладывается в приведенные коэфициенты. Эти работы, которые составляют большинство литературных данных по росту насекомых, касаются излагаемого материала лишь частично.

Наряду с этими работами имеется небольшое число чисто физиологических работ, затрагивающих процессы роста, более близко стоящие к излагаемым фактам. Из них в первую очередь нужно указать на исследование Голышева (1928) по газообмену тутового шелкопряда (Bombyx mori) в период развития и роста преимагинальных

фаз. В этой работе констатируются изменения в газообмене в связи с развитием и даются кривые поглощения кислорода и выделения углекислоты при развитии яиц, росте личинок и в период куколочного метаморфоза, причем отчасти затрагиваются и изменения химизма обмена веществ, которые, однако, рисуются на основании изучения дыхательных коэфициентов. В отношении затронутой нами темы работа эта имеет существенные пробелы, именно изучение газообмена не сопровождалось параллельным измерением веса при росте и было произведено лишь в одних средних условиях среды. Эти пробелы прежде всего не позволяют произвести исчисления константы Рубнера в разные периоды развития особей, а однообразные и не точно учитываемые условия среды ставят эту работу в плоскость изучения физиологических свойств организма и, следовательно, в сторону от затронутой нами темы[1].

Аналогичным образом и более поздняя работа Bialoszewicz (1933), проведенная на непарном шелкопряде (Lumantria dispar), затрагивает также лишь изменения теплообразования при развитии и росте преимагинальных фаз. Этот автор дает кривые теплопродукции при росте и развитии, причем указывает, что теплопродукция во всех фазах развития непарного шелкопряда остается одинаковой и для одного грамма живого вещества гусеницы при температуре 25°, равной 4 большим калориям за час; форма кривых абсолютной[2] теплопродукции копирует форму кривых нарастаний веса и идет параллельно его нарастанию, т. е. копирует форму кривых газообмена, как то дает, например, Голышев.

К затронутому кругу вопросов частично относятся экспериментально-экологические исследования по влиянию факторов среды на скорость развития и роста. Большинство этих работ касается лишь фактора времени, не изучая процессов нарастания живой массы и тем более физиологических процессов роста. В отношении влияния температуры на скорость роста Blunck (1923), а за ним и другие авторы стоят на точке зрения гиперболической зависимости, выражающейся известной формулой $t(T-c)=K$, справедливой по мнению этих авторов, однако, лишь в пределах средних температур.

Из этого круга работ наиболее близко стоят исследования Ludwig (1931) и Menusan (1936), но и здесь влияние среды изучалось лишь в отношении различий в изменении веса при росте, причем оба автора ограничились лишь изучением форм кривых.

Работа Ludwig (1931) дает материал по росту японского жука (Popillia japonica) в разных термических условиях: он обнаружил, что тип роста при этом остается одним (по форме кривых), однако и в пределах одной температуры могут наблюдаться несколько различных типов личиночного роста в связи с задержкой развития в разных личиночных фазах. Исследование Menusan (1936) произведено на личинках Bruchus obtectus, Tenebrio molitor и Tribolium confusum; этот автор также дает кривые роста при разных температурах, причем останавливается главным образом на размерах особей, указывая, что развитие при повышенной температуре и пониженной влажности приводит к более мелким размерам. Кривые роста для этих видов аналогичны таковым для японского жука.

Из приведенных сведений видно, что для насекомых физиология роста в разных экологических условиях еще не изучалась.

Методика, примененная в настоящем исследовании, была следующей: измерения дыхания производились помощью приборов Винтерштейна для мелких особей и Крога для крупных; поглотитель применялся жидкий — 10—15% КОН, который вносился в приемник на кусочке фильтровальной бумаги; смоченная фильтровальная бумага помещалась в верхнюю часть приемника, тогда как насекомое помещалось в сосуд на отрезок фильтровальной бумаги, смоченной дестиллированной водой. Такой метод избавлял от возможности случайного падения насекомого в раствор щелочи; с другой стороны, в относительно просторном приемнике насекомые сидели спокойно и совершенно не повреждались, насколько можно было судить по длительности жизни и плодовитости, а также вымиранию экспериментальных особей по сравнению с многочисленными другими.

Подавляющее число измерений произведено на отдельных особях; в частности, этим методом произведено исследование всех особей в личиночной фазе с третьей стадией, в куколочной и имагинальной фазах, однако яички и гусеницы двух первых стадий (Agrotis segetum) измерялись группами; яички и гусеницы первой стадии, которые весят в пределах 0,08—0,1 мг, измерялись по 100 особей, гусеницы второй стадии брались для измерения в числе 10. Эти групповые измерения производились лишь для получения полной кривой интенсивности дыхания в течение всего биологического цикла, причем ограничиваются измерением дыхания Agrotis segetum, начальные стадии развития Loxostege sticticalis в силу их крайне малой величины не измерялись.

Все измерения дыхания производились при той же температуре, при которой протекало развитие и рост особи; для регуляции температуры служили бани объемом

---

[1] Голышев (1928) приводит кривые для дыхания особи (яйца, гусеницы, куколки) не отнесенные к единице веса, и лишь для старших стадий гусениц приводит неполные данные по весу.

[2] Не отнесенной к единице веса.

примерно на 80 л. Величины по кислороду все даны приведенными к 760 мм давления и 0°.

Измерения веса производились помощью аналитических весов с точностью до ± 0,12 мг. Прирост веса за стадию определялся путем вычитания веса каждой стадии из последующей в моменты прекращения питания перед линькой, когда кишечник пуст. Помимо этого, каждая подопытная особь взвешивалась ежедневно перед измерением дыхания.

Регуляция влажности воздуха осуществлялась помощью солей; растущие особи помещались в стакан (или широкие пробирки), в которые на дно примерно на одну треть их объема помещалась соль (хлористый натрий, хлористый кальций и др.), завернутая в тонкую ткань и сверху обернутая в несколько слоев фильтровальной бумагой. На этом свертке, поддерживающем на поверхности определенный режим влажности, находился испытуемый объект, на сверток же помещался и корм, отрезок листа растения; корм давался в нужном количестве два раза в день. Этот метод давал, конечно, не строго точный режим влажности, но при условии, что брались различия влажности в 20—30%, различия режимов были вполне явственные. Большей точности работы содействовали также и биологические особенности Agrotis segetum, гусеницы оставались на поверхности свертка все время, забираясь в складки между бумагой в связи с тем, что нормально они скрываются в поверхностном слое почвы и в условиях эксперимента они искали убежища на поверхности свертка в складках бумаги.

Регуляция температуры производилась помощью политермостата обычным образом; обычным же образом определялся и жир, но приборы Сокслета были заказаны специально, емкостью на 5—8 см³ и годные для экстрагирования одной особи (последней стадии) лугового мотылька и тем более озимой совки.

2. ИЗМЕНЕНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА В ТЕЧЕНИЕ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И ПРИ РОСТЕ AGROTIS SEGETUM SCHIFF. И LOXOSTEGE STICTICALIS L. В СВЯЗИ С ВЛИЯНИЕМ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

На основе произведенных измерений дыхания и изменений веса я даю следующую кривую посуточного изменения интенсивности энергетического обмена Agrotis segetum от начала развития яйца до гибели половозрелой особи (рис. 1).

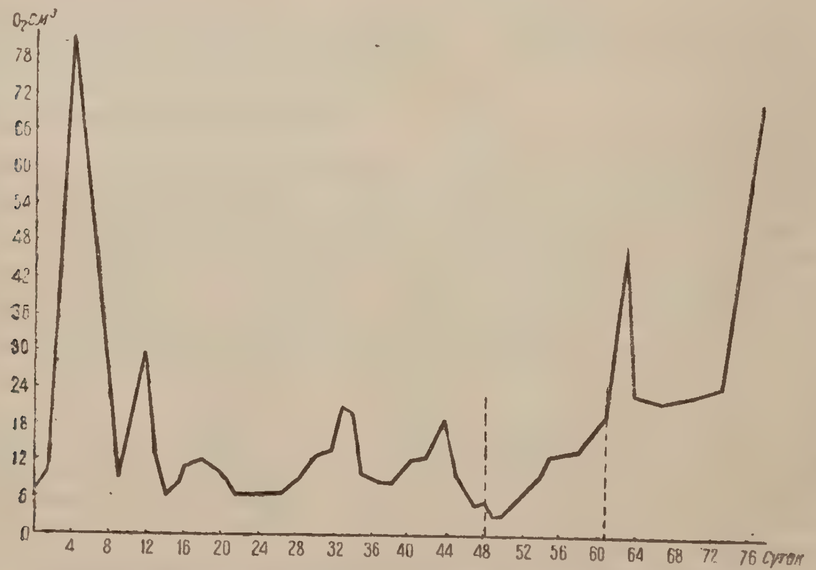


Рис. 1. Изменение интенсивности дыхания единицы живого вещества в течение всего жизненного цикла Agrotis segetum Schiff., вертикальные пунктирные линии выделяют куколочный период; справа имагинальная фаза, слева личиночная и яйцо (с 1-го до 4-го дня)

Из хода кривой можно видеть, что в период развития яйца интенсивность дыхания грамма живого вещества растет до периода выхода гусениц, причем максимальную величину интенсивности ды-

хания дают только что вышедшие гусеницы; эмбриогенез, следовательно, характеризуется возрастанием интенсивности энергетического обмена (как на то указывали также Gause und Alpatov, 1934). Интенсивность дыхания только что вышедших из яйца гусениц является вообще максимальной в жизненном цикле Agrotis segetum.

Далее, с ростом наблюдается падение энергетического обмена, причем на даваемой кривой падение это идет равномерно от первой стадии до конца третьей; эта равномерность падения связана с масштабом времени (сутки), в действительности же наблюдаются осцилляции кривой, связанные с бо̀льшими падениями интенсивности дыхания в периоды линяния и относительными повышениями кривой в моменты между линьками. Подобные осцилляции кривой отчетливо видны в последующих трех стадиях (4, 5 и 6), когда длительность каждой стадии возрастает до 5—7 суток.

Падение энергетического обмена с ростом наблюдается до конца пятой стадии личинки, в шестой же стадии развития наблюдается значительное возрастание интенсивности энергетического обмена. Это возрастание, повидимому, связано с началом образования имагинальных органов, которые закладываются, как это установлено анатомически, в последних личиночных стадиях. За этим возрастанием следует падение (на 35—38-е сутки), совпадающее с началом пронимфальной стадии, которое, однако, является кратковременным, так как к концу пронимфальной стадии интенсивность энергетического обмена снова возрастает, достигая второго максимума, почти равного первому в шестой стадии личинки. Это возрастание дыхания, вероятно, совпадает (как на то еще ранее указывал Fink, 1925) с началом гистолиза личиночных органов, который протекает еще в стадии пронимфы; после этого максимума наблюдается быстрое падение интенсивности дыхания, в период которого происходит окукление (сопровождающееся слабым повышением дыхания); после окукления интенсивность дыхания продолжает падать, достигая минимума на третьи или четвертые сутки. Этот минимум является и абсолютным минимумом интенсивности энергетического обмена в течение всего биологического цикла этого вида.

Начиная с третьего дня куколочного развития (на 50—51-е сутки) начинается вновь сильное возрастание энергетического обмена, которое продолжается до последнего дня куколки и тянется далее в течение первых двух, трех дней жизни бабочки. Кривая, приведенная на рис. 1, дана для самок, и повышение энергетического обмена, совпадающее с первыми днями жизни, связано с моментом созревания половых продуктов; этот максимум очень велик, но кратковременен, вслед за ним энергетический обмен падает на очень малый уровень, на котором и держится до последнего дня (не меняясь заметно в связи с яйцекладкой), когда резко возрастает вновь в момент гибели насекомого.

Изменения интенсивности энергетического обмена в течение развития Loxostege sticticalis дали принципиально сходные результаты, хотя, как указывалось выше, данные эти менее полны, за счет недостатка величин для начальных стадий; я даю кривую для этого вида на рис. 2; в третьей стадии развития гусеницы газообмен, как видно, идет уже на убыль и в период четвертой стадии, т. е. как и для Agrotis segetum в предпоследней стадии интенсивность дыхания является минимальной. Далее следует резкое нарастание в пятой стадии, причем в конце пронимфальной стадии опять наблюдается повышение (в этом случае слабое), за которым сразу следует окукление и дальнейшее падение газообмена протекает целиком в куколоч-

ной фазе. Этот факт весьма сильно отличает кривую от предыдущей, где это же падение газообмена совпадало с пронимфальной стадией. Дальнейшее течение кривой схоже с таковой для Agrotis segetum, хотя куколочная фаза в этом случае является очень продолжительной, а повышение дыхания в день гибели насекомого является небольшим.

Приведенные кривые показывают, что в течение жизненного цикла интенсивность дыхания единицы живого вещества очень сильно меняется в связи с развитием и физиологическим состоянием организма. В связи с этим необходимо указать еще на одну деталь, отмеченную на рис. 2. У Loxostege sticticalis в стадии пронимфы наблюдается диапауза; интенсивность дыхания пронимфы в этом состоянии показана в виде пунктирной кривой. Как видно, в этом состоянии дыхание грамма живого вещества пронимфы равно 3—4 см³ кислорода за сутки, тогда как в активном состоянии оно равно (у пронимфы же) 8—15 см³.

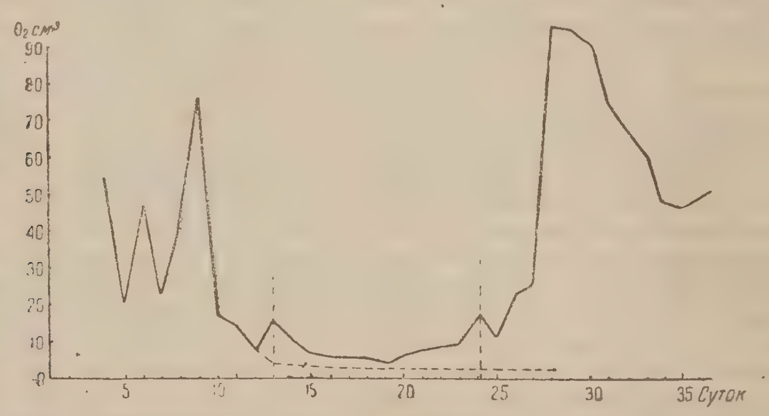


Рис. 2. Изменение интенсивности дыхвния 1 г живого вещества Loxostege sticticalis L. в течение всего жизненного цикла; куколочная стадия выделена вертикальными пунктирными линиями; пунктирная кривая—газообмен пронимф в период диапаузы

Изменение интенсивности дыхания единицы живого вещества стоит в связи не только с возрастом организма, но и условиями жизни особи. Температура среды, ее влажность и условия питания в широких пределах меняют интенсивность энергетического обмена.

Таблица 1. Влияние тепла на величину дыхания 1 г живого вещества гусеницы Agrotis segetum в разных стадиях

Температура	Стадии III		IV		V		VI		VII	
	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.
15,0°	40,1	5,2	24,3	2,1	16,0	4,6	19,0	4,2	—	—
18,0°	47,7	11,2	33,7	5,4	14,0	2,5	13,2	2,4	—	—
20,0°	36,0	10,5	34,7	5,9	17,5	9,6	22,5	9,0	14,0	9,0
25,0°	24,5	14,0	30,0	6,4	12,5	7,0	21,0	5,1	—	—
30,0°	440,0	105,5	233,0	137,0	144,4	27,0	47,0	23,5	—	—

Влияние тепла видно из следующих цифр (табл. 1); здесь приведены максимальные и минимальные величины для дыхания грамма живого вещества растущих гусениц в разных термических условиях; максимумы и минимумы взяты для каждой стадии особо.

Нетрудно видеть, что термический режим меняет интенсивность энергетического обмена насекомого одной и той же стадии в десятки раз.

Условия влажности среды меняют его в меньшей мере, но все же значительно, как это, например, видно из цифр для гусениц Agrotis segetum, развивавшихся в разных условиях влажности (табл. 2).

Таблица 2. Влияние влажности воздуха на величену дыхания 1 г живого вещества гусеницы Agrotis segetum в разных стадиях

Влажность в %	Стадии											
	III		IV		V		VI		VII		VIII	
	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.
90	36,0	10,5	34,7	5,9	17,5	9,6	22,5	9,0	14,0	9,0	—	—
70	—	—	36,6	10,0	20,6	7,9	18,8	4,4	17,6	3,0	—	
40	—	—	31,2	9,1	46,3	22,3	29,2	10,0	25,6	6,8	18,0	9,0

Аналогичным образом и в куколочной фазе интенсивность энергетического обмена единицы живого вещества меняется в очень сильной степени в связи с условиями метаморфоза. Для иллюстрации я привожу величины для интенсивности энергетического обмена единиц живого вещества куколок Loxostege sticticals в зависимости от термических условий, при которых шло развитие взятых в опыт куколок (табл. 3).

Таблица 3[1]. Влияние тепла на дыхание 1 г веса куколок Loxostege sticticalis

Температура	Кислорода в см³ на 1 г живого веса		
	Max.	Min.	Max.
14,3°	8,123	0,573	8,182
19,6°	6,553	1,928	11,430
24,4°	7,542	3,918	18,450
30,0°	13,520	6,004	17,200
35,0°	46,770	9,812	36,440

Таблица 4. Зависимости длительности периода роста (от выхода из яйца гусениц) Agrotis segetum и веса куколок от термического режима

Температура	Длительность периода роста (в сутках)	Вес особей
31,3°	32,9	331(291—387)
29,9°	37,2	377(286—434)
24,5°	39,5	378(299—446)
21,7°	45,3	427(331—585)
18,6°	61,3	390(310—487)
15,2°	76,7	340(220—420)
14,0°	129,0	337(336—338)

Исследование влияния экологических факторов на рост обоих видов, т. е. на период их гусеничного развития, велось в отношении влияния влажности, тепла и пищи.

[1] В таблице приведены величины для трех пунктов кривых развития куколок; для первого максимума (начало развития), минимума (середина развития) и второго максимума (конец развития).

Влияние тепла на рост гусениц Agrotis segetum по весу иллюстрирует серия кривых рис. 3; эти кривые даны для роста, начиная с третьей стадии, когда взвешивание могло быть сделано достаточно точно. Рост при 20° характеризуется наиболее правильной кривой; повышение температуры ведет к снижению веса, идущему параллельно с возрастанием скорости роста.

Сопоставление веса особей, рост которых прошел в разных термических условиях, дает правильную картину нарастания веса к средним температурам; это видно из табл. 4, в которой приводится вес куколок после роста в разных термических условиях.

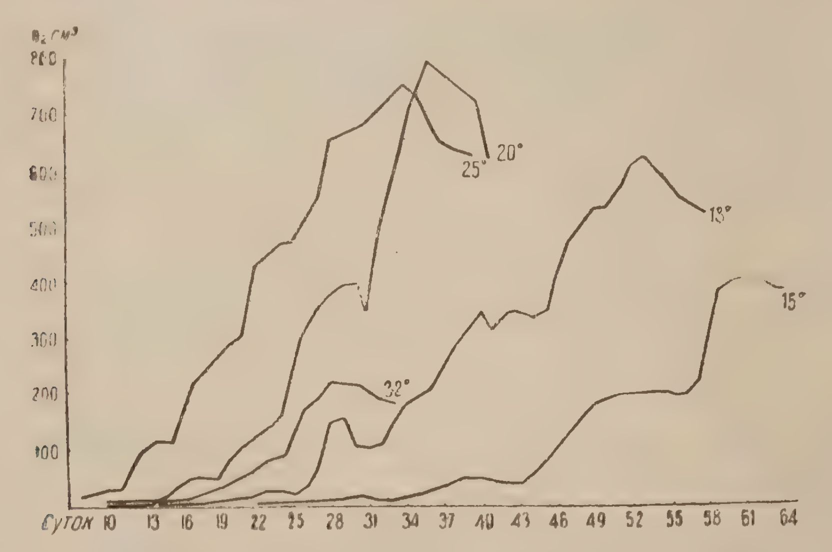


Рис. 3. Кривые роста гусениц Agrotis segetum Schiff в разных термических условиях

Для Loxostege sticticalis картина похожа, но несколько более сложна; в таблице я привожу вес куколок и вымирание при росте гусениц (табл. 5).

Таблица 5. Влияние тепла на вес особей и вымирание при росте Loxostege sticticalis

Температура при развитии	N	Вес особей M (max.— min.)	% смертности[1]
34,2°	26	23,4(27,8—17,4)	25
32,1°	55	28,0(40—18,4)	0
30,3°	21	28,7(41,2—19,2)	15
28,4°	26	27,3(40,8—20,5)	40
26,4°	32	22,8(28,6—17,6)	45
24,5°	26	21,4(27,8—20,8)	58
20,5°	13	28,1(38,4—20,8)	31
18,4°	8	27,5(34—19,4)	2
14,9°	5	27,2(34,8—26,4)	65

[1] Здесь я даю также цифры смертности при развитии; из них видно, что при развитии лугового мотылька наблюдается две термические области, при которых смертность наименьшая—32 и 18°.

Нарастание живого вещества по стадиям в разных термических условиях не остается постоянным; оно неодинаково также и в разных стадиях; для Agrotis segetum я получил следующие величины для возрастания веса при росте в разных термических условиях, начиная с третьей стадии (табл. 6) (см. сноску к табл. 7).

Таблица 6

Температура при развитии	Стадии				
	III	IV	V	VI	VII
32°	3,4	4,3	3,0	1,6	—
25°	3,2	4,0	3,0	1,8	—
20°	3,1	4,0	2,7	2,7	1,6
18°	3,2	3,0	4,4	4,1	1,6
15°	3,3	4,1	4,4	1,8	—

Таблица 7[1]

Температура при развитии	Стадии		
	III	IV	V
36°	2,7	2,8	3,2
25°	2,0	3,0	3,3
20°	3,1	4,1	2,9
18°	3,0	4,0	2,8
15°	2,4	3,1	2,5

Числа в таблице обозначают возрастание живого веса за стадию, из них видно, что наибольшее возрастание размеров не остается в одной стадии при росте в разных термических условиях; рост при низких температурах (15- 18°) характеризуется небольшим возрастанием веса в пятой (отчасти четвертой и шестой) стадии, тогда как при высоких температурах (20 32°) максимальное возрастание веса наблюдается в четвертой стадии, т. е. в более молодом периоде.

Общая картина возрастания размеров остается, однако, более или менее одинаковой во всех термических условиях; в третьей стадии наблюдается несколько пониженное возрастание веса (примерно в три раза), в четвертой и пятой стадиях в зависимости от условий наблюдается максимальное возрастание веса (примерно в четыре раза) и в последней стадии (в шестой или седьмой в зависимости от условий) наблюдается минимальное возрастание веса (примерно в полтора-два раза).

Изучение роста Loxostege sticticalis показывает иной тип; я даю следующую таблицу величин для нарастания живой массы по стадиям при разных температурах (табл. 7) от 15 до 36°.

Из приведенных цифр видно, что у этого вида максимальный прирост веса совпадает с последней стадией (пятой), если рост проходит при высокой температуре (36--25°) и, напротив, наибольшее возрастание веса наблюдается в четвертой стадии в условиях пониженной температуры -20° и ниже. Весьма существенно, что у Loxostege sticticalis в последней стадии всегда наблюдается значительное нарастание веса (в среднем в три раза), тогда как у Agrotis segetum последняя стадия характеризуется ничтожно малым нарастанием веса,

Параллельно росту исследовалось дыхание и питание растущих в определенных экологических условиях особей; ограничиваюсь приведением кривых для газообмена, так как они более точны и вполне схожи по форме с кривыми поглощения и усвоения пищи при росте. Газообмен при росте Agrotis segetum в разных термических условиях без отнесения приводимых величин к единице веса, но взятых на особь, иллюстрирует серия кривых на рис. 4.

---

[1] **Приводимые в таблицах коэфициенты выражают степень возрастания живого веса за стадию, т. е. отношение конечного веса в данной стадии развития к исходному. Во всех случаях рост особи от момента выхода из яйца шел при указанной температуре.**

Из этих кривых видно, что наибольшая интенсивность дыхания особи наблюдается в условиях развития при 20°, т. е. в тех условиях, которые сопровождаются наиболее крупными размерами особей. Дыхание единицы живого вещества, т. е. при расчете

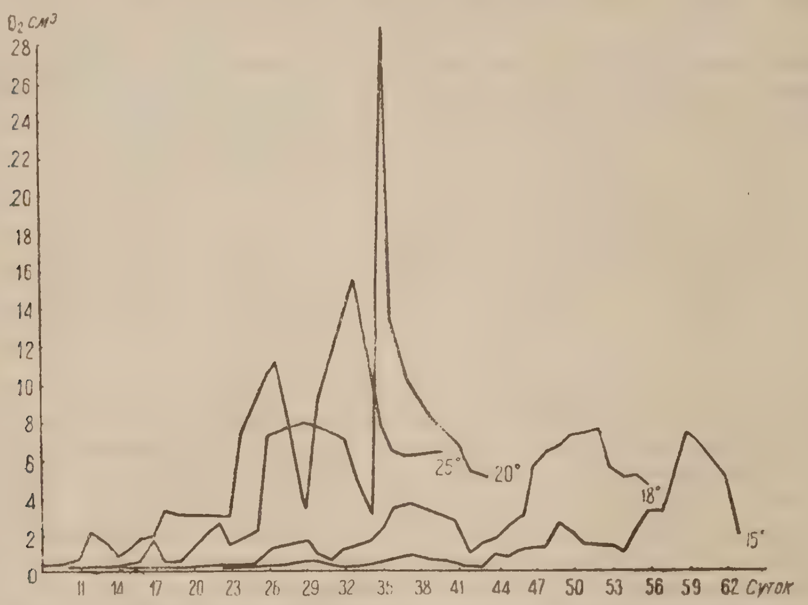


Рис. 4. Кривые поглощения кислорода гусеницами Agrotis segetum Schiff., при росте в разных термических условиях

на 1 г живого веса, остается в условиях 20—25° у Agrotis segetum близкой (см. табл. 1) и наблюдаемые различия в интенсивности дыхания растущих в этих условиях особей связаны, следовательно, с их размерами, тогда как различия при более низких и высоких температурах стоят в связи также и с интенсивностью дыхания единицы живого вещества.

Таблица 8[1]

Температура	Количество кислорода (в см³), отнесенное к 1 г конечного веса за период роста с третьей стадии	
	Agrotis segetum	Loxostege sticticalis
15°	1136,4	534,4
18°	1202,4	654,3
20°	3090,0	777,2
25°	2425,6	873,4
30°	2253,1	700,3
35°	1876,4	1319,2
37°	—	2740,6

Если сравнить общие количества поглощенного кислорода на единицу веса (живого), то и здесь для Agrotis segetum наблюдается вполне аналогичное распределение цифр, т. е. максимальная сумма совпадает с условиями роста при 20°; для Loxostege sticticalis эти величины обратны, т. е. при оптимуме (30°) наблюдается снижение расхода кислорода, причем аналогичная картина имеет место и при рассмотрении интенсивности дыхания особей при росте в разных термических условиях.

[1] Существенно указать, что для Loxostege sticticalis максимальная интенсивность дыхания особи (не на 1 г) наблюдается не при оптимуме развития, как у Agrotis segetum (при 20—25°), но либо при крайних высоких температурах (при 35—36°), либо при пониженных 25—18°, но не крайних низких (ниже 15°); такое же распределение, как видно, дают и суммы поглощенного за период развития трех последних стадий гусениц кислорода.

Суммарное количество кислорода, расходованное при росте на единицу живого вещества (от третьей стадии до прекращения питания), я привожу в табл. 8.

В связи с изложенным совершенно особый интерес имеют величины расхода кислорода при росте в разных термических условиях, отнесенные к нарастанию живой массы по стадиям. Я даю следующую таблицу, иллюстрирующую расход кислорода (табл. 9) на нарастание 1 г живого вещества Agrotis segetum в разных термических условиях.

Таблица 9. Расход кислорода на нарастание 1 г живого вещества в разных стадиях (в см³) гусениц Agrotis segetum

Температура	Стадии				
	III	IV	V	VI	VII
15°	314,0	100,7	130,0	137,0	—
18°	318,5	50,3	90,4	106,0	183,2
20°	100,3	74,1	85,6	115,3	143,5
25°	106,7	70,9	160,0	184,8	—
32°	839,4	1425,7	260,8	257,2	2734,0

Из таблицы видно, что наименьшим этот расход является в тех термических условиях, где особи достигают при росте наибольшего веса, именно при средних температурах около 20° и в смежных условиях. Следовательно, затрата энергии на рост является наименьшей в тех условиях, где при росте Agrotis segetum в сумме наблюдается наибольшее количество поглощенного кислорода.

Распределение величин расхода кислорода на нарастание грамма живого вещества Loxostege sticticalis принципиально вполне соответствует тому, что наблюдается для Agrotis segetum; как и для предыдущего вида наименьший расход кислорода на нарастание единицы живого вещества наблюдается в области средних температур, причем для четвертой стадии минимальным он констатирован при 30°, а для третьей стадии при 20°; в связи с тем, что стадии развития лугового мотылька очень коротки, нестойкость цифр можно объяснить малым периодом измерения (три-четыре дня); для озимой совки цифры более устойчивы и более точны, так как в этом случае период измерения растягивался до 10–20 суток для одной стадии. Величины для Loxostege sticticalis даны в табл. 10.

Таблица 10. Расход кислорода на нарастание 1 г живого вещества в разных стадиях (в см³) гусениц Loxostege sticticalis

Температура	Стадии		
	III	IV	V
15°	183,8	220,3	153,0
18°	78,0	72,6	192,6
20°	71,2	97,2	154,0
25°	90,1	77,4	225,3
30°	170,4	59,6	184,2
35°	—	194,1	347,0
37°	263,2	322,5	450,4

Исследование роста в условиях различной влажности воздуха было произведено для обоих видов, но я ограничусь материалом лишь для Agrotis segetum в связи с полной аналогией цифр. На рис. 5 дана серия кривых роста гусениц в разных условиях влажности.

Из них видно, что максимальный конечный вес наблюдается при росте в условиях влажности 70%; в этих условиях, однако, рост несколько затянут по сравнению с тем, что наблюдается при влажности 90%. Эта затяжка роста, как показывает сравнение разных

кривых, связана с замедлением роста первых стадий, однако последующие стадии растут при несколько пониженной влажности быстрее, почему общий срок роста при влажности 90 и 70% разнится незначительно. Рост в крайних условиях влажности и именно при низкой влажности приводит к затяжке во всех стадиях.

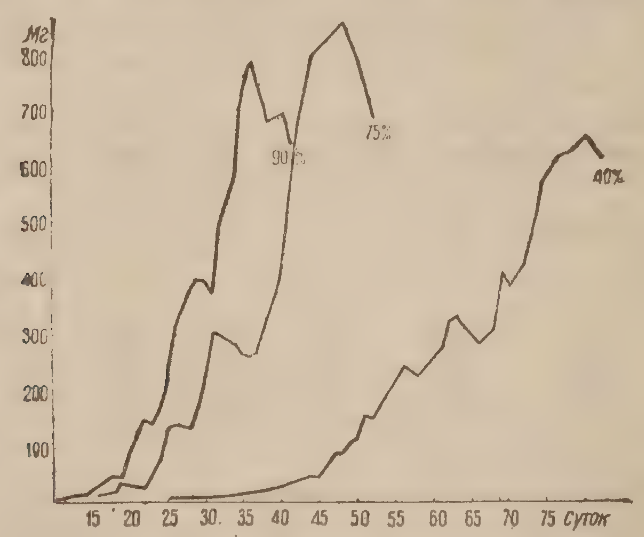


Рис. 5. Кривые роста гусениц Agrotis segetum Schiff, в разных условиях влажности воздуха

Изучение нарастания живой массы при росте в разных условиях влажности показывает, что период максимального нарастания ее с понижением влажности сдвигается к более поздним стадиям, пятой и шестой, т. е. так же, как то констатировано для пониженной температуры; я даю следующую таблицу (табл. 11).

Таблица 11. Возрастание веса за стадию гусениц Agrotis segetum в разных условиях влажности

Влажность воздуха в %	Стадии					
	III	IV	V	VI	VII	VIII
90	3,1	4,0	2,7	2,7	1,6	—
70	—	2,8	4,1	2,4	2,1	—
40	—	2,2	2,0	6,6	2,1	2,1

Особенно резко выражено изменение роста при влиянии влажности 40%, когда после депрессии в период четвертой и пятой стадий в шестой стадии наблюдается резкое возрастание веса, более чем в шесть раз.

Исследование энергетического обмена при росте в разных условиях влажности показало близкую картину к тому, что найдено для термических влияний. Кривые газообмена отражают интенсивность роста, причем максимальная интенсивность дыхания, как видно из серии кривых (рис. 6), совпадает с наиболее быстрым развитием. В

этом случае, однако, наименьший расход энергии на единицу прироста живого вещества оказывается для младших в условиях высокой влажности, а в старших стадиях при средней влажности, что

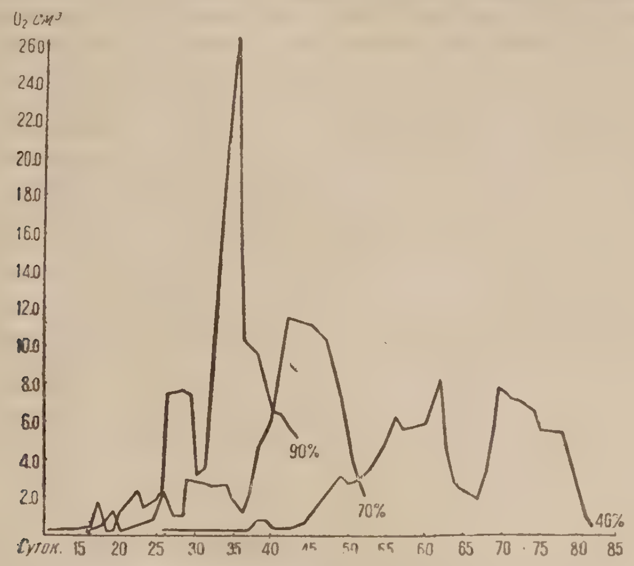


Рис. 6. Кривые поглощения кислорода гусеницами Agrotis segetum Schiff. при росте в разных условиях влажности

соответствует темпам роста. Следующая таблица иллюстрирует сказанное (табл. 12).

Таблица 12. Расход кислорода в см³ на нарастание 1 г живого вещества Agrotis segetum

Влажность воздуха в %	Стадии					
	III	IV	V	VI	VII	VIII
90	100,3	74,1	85,6	115,3	143,5	—
70	—	152,8	68,6	107,6	126,5	—
40	—	217,6	283,6	140,5	415,5	233,0

Оба вида изучались на влияние качества пищи; являясь полифагами, они обнаруживают, тем не менее, определенное предпочтение

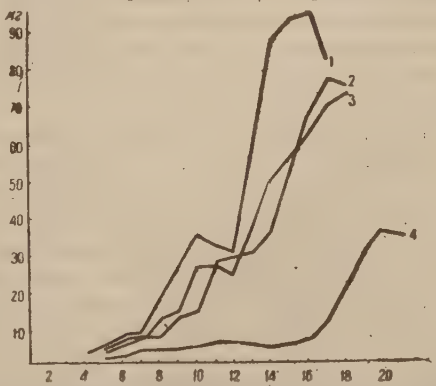


Рис. 7. Кривые роста гусениц Loxostege sticticalis L. при питании различными растениями. 1—Chenopodium album; 2—Artemisia vulgaris; 3—Cannabis sativa; 4—Vicia sativa

к некоторым группам растений. Серия кривых на рис. 7 иллюстрирует влияние качества пищи на рост Loxostege sticticalis; я даю кривые

роста с конца второй стадии при питании лебедой (Chenopodium album), коноплей (Cannabis sativa), полынью-чернобыльником (Artemisia vulgaris) и викой (Vicia sativa) при 18°, где рост идет медленно, но сопровождается малой смертностью. Оптимальным кормом является лебеда, депрессивным оказывается полынь и конопля и резко депрессивные влияния вызывает вика.

Отрицательные влияния ухудшающегося качества пищи сказываются затяжкой периодов между линьками; меняется и интенсивность прироста живого вещества; в табл. 13 дано возрастание веса по стадиям при росте на разных кормовых растениях.

Исследование энергетического баланса при росте показало близкую картину тому, что обнаружено при влиянии двух других факторов; я привожу цифры лишь для трех видов растений (табл. 14).

Таблица 13. Возрастание веса гусениц Loxostege sticlicalis по стадиям

Название растения	Стадии		
	III	IV	V
Chenopodium	3,0	4,0	2,8
Artemisia	2,0	4,0	2,0
Cannabis	2,0	3,6	3,0
Vicia	2,4	1,0	

Таблица 14. Расход кислорода (в см³) на нарастание 1 г живого вещества в разных стадиях

Название растения	Стадии		
	III	IV	V
Chenopodium album	73,0	72,6	192,6
Cannabis sativa	518,4	194,4	—
Vicia sativa	615,0	—	—

Как видно, потребление кислорода на единицу прироста живого вещества резко увеличивается в случае питания качественно менее благоприятным кормом.

3. ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ РОСТА НА ДАЛЬНЕЙШИЙ ЦИКЛ РАЗВИТИЯ

Изложенные факты показывают крайнюю изменчивость энергетического обмена единицы живого вещества в жизненном цикле обоих исследованных видов. Очень важно указать, что фактор размеров особей оказывается в этом случае не только не единственным, но безусловно является второстепенным; энергетический обмен очень лабилен и сильно изменяется как от внутреннего состояния организма, так и от условий среды, давая чрезвычайно сложную, но закономерно меняющуюся картину. При этом существенно то, что наблюдаемые изменения энергетического обмена являются связанными с последствиями, выражающимися в изменении биологического цикла.

Биологические циклы обоих видов различны. Несмотря на то, что оба вида зимуют в стадии окончившей питание гусеницы, которая окукляется весной, при наступлении благоприятных условий зимовка у обоих видов проходит в совершенно отличном физиологическом состоянии; пронимфы Loxostege sticticalis, будучи перенесенными зимой или осенью в условия, пригодные для окукления, тем не менее сразу же окукляются (или окукляются лишь в известном проценте), но требуют некоторого периода покоя, примерно около месяца, или промораживания в течение несколько более короткого срока; пронимфы Agrotis segetum при перенесении их осенью в благоприятные для окукления условия, напротив, окукляются всегда без длительной задержки.

Таким образом, зимовка пронимф Loxostege sticticalis происходит большей частью в состоянии диапаузы (повидимому, возможна зимовка и не диапаузирующих, но лишь заторможенных в развитии особей), тогда как зимовка пронимф Agrotis segetum происходит всегда без диапаузы в состоянии торможения процессов развития под влиянием низких температур, сопровождающих зимовку[1].

Из приведенного ранее материала видно, что рост обоих видов разнится в отношении характера линьки и числа стадий. В то время как у Agrotis segetum число линек при росте может быть различным и в условиях, неблагоприятных для развития, например, при низкой влажности воздуха, может доходить до 8, т. е. наблюдается до девяти личиночных стадий, у Loxostege sticticalis всегда имеется пять личиночных стадий и условия роста не меняют их числа (как то констатировано не только мной, но и многими другими лицами, наблюдавшими развитие).

Если в этом свете пересмотреть вопрос о диапаузе, то в пределах различных отрядов насекомых может быть намечена известная связь между константным числом линек и явлениями диапаузирования следующих за периодом роста фаз (пронимфы или куколки). Так, среди отряда чешуекрылых виды белянок (Pieres) имеют всегда четыре линьки при росте и характеризуются наличием диапаузы в куколочной фазе; родственные Agrotis segetum ночницы (Noctuidae) родов Barathra и Polia характерны константным числом личиночных стадий и также очень резко выраженной диапаузой в куколочной фазе, это же справедливо и для видов Anarta (myrtilli L., cordigera Thnb.), а также для видов рода Cucullia из этого же семейства чешуекрылых; виды подсемейства Acronyctinae (Noctuidae), например, Acronycta rumicis auricoma, menyantidis, а также представители родов Calocasia, Moma и др. также характерны константным (равным четырем) числом линек и диапаузой в куколочной фазе. Аналогичным образом многие виды из семейств Notodontidae, Sphingidae, Geometridae и др., характерные наличием константного числа личиночных стадий, типичны наличием диапаузы в куколочной фазе; это же справедливо и для представителей семейств Tortricidae и Pyralidae с той лишь разницей, что виды этих семейств, имеющие диапаузу, впадают в это состояние в стадии пронимфы (большинство видов).

Среди других отрядов насекомых также наблюдается подобная связь; среди двукрылых многие виды Antomiidae, Tachinidae, Cecidomiidae характерны константным числом линек (равным трем) и для многих из них известна диапауза в стадии пронимфы в ложном коконе (например, гессенская мушка, капустная муха, луковая муха и ряд других видов). Среди перепончатокрылых имеются виды, также диапаузирующие в стадии пронимфы; так, по Bodine (1932), Sceliphron coementarium во втором поколении дает диапаузирующих пронимф; здесь примеров меньше, видимо, в связи с меньшей изученностью биологии этой группы насекомых.

С другой стороны, может быть приведено известное число случаев, когда точно установлено неопределенное число линек и отсутствие диапаузы в периоде после личиночного роста. Так, из чешуекрылых платяная моль (Tineola biseliella L.) характерна (по Titschak, 1924) сильно меняющимся числом личиночных стадий и отсутствием диапаузы в какой бы то ни было стадии, это же приведено ранее

---

[1] Понятие диапаузы включает, следовательно, такие случаи задержки развития, когда даже при наступлении благоприятных условий для развития необходим известный период покоя данной фазы, прежде чем она может перейти в другую фазу.

для Agrotis segetum. Из Coleoptera представители рода Tribolium, а также некоторые виды рода Tenebrio характеризуются изменчивым числом личиночных стадий и отсутствием диапаузы; это же констатировано у некоторых цикад. Это сочетание, повидимому, более редко и во всяком случае имеется меньшее число указаний на изменчивое число личиночных стадий с параллельными сведениями по типу развития.

Намеченная связь может быть истолкована следующим образом: если рост в личиночной стадии в неблагоприятных условиях среды протекает с увеличивающимся числом личиночных стадий, то можно предполагать, что изменение их числа связано с реакцией организма на неблагоприятные условия роста; с другой стороны, диапауза, возникающая как следствие роста в неблагоприятных условиях среды (тепла, влажности и пищи) при условии константного числа стадий, может быть рассматриваема так же, как форма реакции организма на рост в неблагоприятных условиях.

Ранее мною высказана была мысль (1935), что диапауза в последующих за ростом стадиях представляет период дозревания организма, сопровождающийся биохимическими перестройками. В этом отношении интересны некоторые цифры, иллюстрирующие различия в биохимической конституции пронимф обоих видов, рост которых прошел в разных условиях среды, в частности при разной температуре; я даю цифры для различных фракций жира[1], именно для процента жиров, экстрагируемых спиртом и эфиром; эти цифры следующие (табл. 15).

Таблица 15. Процент жиров от общего количества сырого жира, экстрагируемых только спиртом

Температура при росте	Loxostege sticticalis	Agrotis segetum
30°	42,0	18,4
25°	33,0	—
20°	62,0	18,2
15°	70,0	18,4

Из них видно, что пронимфы Agrotis segetum имеют очень близкий состав жира для очень различных условий роста, тогда как пронимфы Loxostege sticticalis имеют его очень различным. Если это сопоставить с различиями процесса роста обоих видов, то может быть намечена связь между константным числом стадии и биохимическими различиями в конституции пронимф и следующей затем диапаузой. Как я указывал ранее (1935), пронимфы Loxostege sticticalis в состоянии диапаузы характеризуются постепенно меняющимся составом жира в сторону уменьшения его спиртовой фракции.

Таким образом, приведенное обобщение требует большего числа видов, исследованных в отношении биохимической конституции, чтобы связать условия роста, константное число личиночных стадий при росте, биохимическую конституцию следующих за ростом фаз и состояние диапаузы. В связи с изложенным необходимо указать, что уже сейчас мне известен один вид, несколько отступающий от этого правила,—это Pyrausta nubilalis; этот вид диапаузирует в последней личиночной стадии (после окончания питания), и наряду с этим число личиночных стадий его может меняться от 5 до 6; изменение числа стадий наступает лишь в крайних условиях (констатировано при росте в условиях низкой температуры или при

[1] Разумеется, что помимо изменений химизма жиров, вполне естественно ожидать различия в строении и других компонентов протоплазмы; отсутствие цифр по этим различиям зависит от крайних технических трудностей изучения этих компонентов протоплазмы.

питании полынью Artemisia vulgaris вместо конопли) и возможно, что оно слишком незначительно, чтобы компенсировать неблагоприятные условия роста.

В связи с изложенным весьма интересно недавнее сообщение Пояркова (1936). По сведениям, собранным этим автором, относительно диапаузирования яиц тутового шелкопряда, диапауза их определяется условиями роста гусениц в последних стадиях. Вероятно, различия химизма особей в этом случае захватывают не только период пронимфы и куколки, но также и имагинальную фазу (в этом случае короткую). Также имеются указания на различия химизма желтка диапаузирующих и не диапаузирующих яиц Bombyx mori, аналогичные моим указаниям для пронимф.

Изменения в энергетическом обмене при росте ведут к очень значительным изменениям в длительности жизни и плодовитости особей в половозрелой фазе. Ранее я привел цифры для веса особей (куколок), рост которых прошел в разных условиях температуры. Здесь могут быть даны другие цифры. Длительность жизни половозрелой фазы обоих видов меняется следующим образом в зависимости от термических условий, сопровождающих рост (табл. 16).

Таблица 16

Loxostege sticticalis		Agrotis segetum	
Температура	Длительность жизни (в сутках)	Температура	Длительность жизни (в сутках)
15,3°	8,0	15,0°	16,6 (9—31)
20,8°	10,0 (6—17)	20,0°	16,8 (1—31)
24,4°	13,0 (5—21)	22,0°	20,2 (5-38)
28,9°	18,0 (4—33)	25,0°	20,3 (6—41)
30,9°	17,0 (12—24)	30,2°	13,5 (5—29)
32,7°	14,0 (0—25)	—	—

Приведенные цифры показывают, что те условия роста, которые сопровождаются наименьшими затратами энергии на нарастание единицы живого вещества, приводят не только к наибольшему весу особей, но также и к увеличению продолжительности жизни в имагинальной фазе.

Условия влажности при росте ведут к совершенно аналогичным результатам; я даю цифры лишь для Loxostege sticticalis, для Agrotis segetum они дают сходную картину (табл. 17).

Таблица 17

Влажность (в %)	100	90	60	45
Длительность жизни (в сутках)	13,0 (5—21)	15,3 (5—20)	11,2 (10—14)	11,8 (4—27)

Подобные же результаты дает исследование плодовитости особей, рост которых прошел в разных экологических условиях; в табл. 18 я привожу цифры, характеризующие общую плодовитость самок (количество отложенных яиц плюс зрелые яйца, найденные в гонаде после вскрытия) Loxostege sticticalis.

Таблица 18

Температура	Общее количество продуцируемых яиц (на 1 самку в среднем)	Температура	Общее количество продуцируемых яиц (на 1 самку в среднем)
14,9°	93	28,4°	238 (384—105)
19,6°	117 (260—27)	32,1°	252 (465—91)
21,2°	126 (191—18)	34,2°	73 (154—19)
24,5°	150 (287—25)	36,0°	0

Приведенные цифры позволяют притти к выводу о зависимости между затратой энергии при росте на образование живого вещества, плодовитостью и продолжительностью жизни имаго.

Выводы

1. Интенсивность дыхания единицы живого вещества Loxostege sticticalis и Agrotis segetum меняется на протяжении их жизненного цикла. Повышение интенсивности энергетического обмена наблюдается в эмбриогенезе, причем интенсивность является максимальной в первой личиночной стадии; меньшие максимумы наблюдаются при начале гистолиза и в период созревания половых продуктов.

2. Влияние экологических факторов (тепла, влажности и пищи) в широких пределах меняет интенсивность энергетического обмена; ухудшающиеся условия питания, тепла и влажности снижают интенсивность энергетического обмена у обоих исследованных видов.

3. Влияние экологических факторов при росте сказывается не только на изменениях интенсивности энергетического обмена, но главное значительными различиями в затрате энергии на нарастание живой массы. Рост в неблагоприятных термических условиях, при неоптимальных условиях влажности и питания характеризуется повышенными затратами энергии на построение живой массы.

4. Указанные влияния экологических факторов сказываются не только увеличением затрат энергии в процессе роста, но также и изменением химизма особей, рост которых прошел в разных экологических условиях. Эти изменения связаны в первую очередь с различиями условий окислительной деятельности в организме.

5. Изменения физиологических процессов в организме не ограничиваются одним периодом роста, но сказываются на всем дальнейшем цикле развития. Изменения в затратах энергии при росте отражаются на смертности особей при развитии и их плодовитости, давая сочетание условий наименьшей затраты энергии на нарастание живой массы с наибольшей плодовитостью, длительностью жизни половозрелой фазы и наименьшей смертностью при росте.

6. Изменения химизма протоплазмы вызывают компенсаторную реакцию организма, которая выражается или значительным удлинением периода роста с увеличением числа личиночных стадий, или диапаузой, следующей за периодом роста.

ЛИТЕРАТУРА

1. Alpatov V., Growth and variation of Drosophila larvae., Journ. Exper. Zool., LII, p. 407—37, 1929.—2. Bialoszewicz K., Badania nad przemiang materji i energji w rozwoju owadow. I. Produkcja ciepla w okresie wzrostu latwalnego i metamorfozu Lymantria dispar L. Kosmos, LVIII, p. 21, 1933.—3. Blunck H., Die Entwicklung des Dytiscus marginalis vom Ei bis zur Imago. II Teil. Die Metamorphose. Zeitschr. f. wis-

sensch. Zool., Bd. 121, 1923.—4. Bodenheimer F., Ueber die Regelmässigkeiten in dem Wachstum von Insekten. I. Das Längenwachstum. Deutsch. ent. Zeitschr., IV, p. 33—57, 1927.—5. Id., Ueber Regelmässigkeiten im Wachstum der Insekten, II. Das Gewichtswachstum. Zeitschr., Wiss. Biol. Entw. Mech. d. Organism., CXXVI, p. 554—74, 1932.—6. Id., The progression factor in insect growth. Quart. Rev. Biol., VIII, p. 92—95, 1933.—7. Bodine and Evans, Hibernation and Diapause. Physiological changes during hibernation and diapause in the Mud-dauber Wasp, Sceliphron coementarium (Hymenoptera). Biol. Bull, 63, p. 235, 1932.—8. Eidmann H., Untersuchungen über Wachstum und Hautung der Insekten. Verh. Deut. Zool. Ges., XXIX, p. 124, 1924.—9. Funk E., Metabolism during embryonic and metamorphic development of insects. Journ. Gen. Physiol., 7, p. 527, 1925.—10. Gause G. und Alpatov W., Ueber die Veränderung der Temperaturempfindlichkeit des Seidenspinnereies während der Entwicklung. Roux Archiv, Bd. 131, 1934.—11. Голышев, Газообмен тутового шелкопряда от яйца до гибели имаго, Труды Центр. шелков. станции, Москва, стр. 527, 1928.—12. Кожанчиков И., Роль бескислородных процессов в личиночной диапаузе некоторых представителей Pyralidae. Докл. Академии наук СССР, II, стр. 322, 1935.—13. Он же, Техника регуляции и измерения влажности в условиях лабораторного эксперимента, Защита раст., № 3, стр. 24, 1935.- 14. Он же, Дыхание насекомых при температуре ниже нуля. Докл. Академии наук СССР, III (VIII), стр. 24, 1935.—15. Он же, Физиологический критерий стено-и эвритермии насекомых, Зоол. журн., XV, 2, 1936.—16. Он же, Экспериментально-экологические методы в энтомологии, Изд. ВАСХНИЛ (в печати).—17. Поярков Э. Ф., Регулирование числа поколений у тутового шелкопряда, Природа, № 5, стр. 83, 1936.—18. Przibram H. und Megusar F., Wachstumsmessungen an Sphodromantis bioculata I. Länge und Masse. Arch. Entw. Mech. d. Organ., XXXXIV, p. 680, 1912.—19. Id. und Brecher L., Wachstumsmessungen an Tenodera aridifolia St. einer japanischen Fangheuschrecke, Zeitschr. Wiss. Biol. Entw. Mech. d. Organ., CXXII, p. 251, 1930.—20. Przibram H., Wachstumsmessungen an Sphodromantis bioculata Burm. IV. Zunahme der Fazettengrosse und Anzahl, L. C., p. 280, 1930.—21. Ludwig D., Studies of the metamorphosis of the Japanese beetle (Popillia japonica New.) I. Weight and metabolism changes, Journ. Exper. Zool., 60, p. 309, 1931.—22. Id., The effect of temperature on the growth curves of the Japanese beetle (Popillia japonica New.). Physiol. Zool., V, p, 431, 1931.—23. Id., The progression factor in the growth of the Japanese beetle (Popillia japonica New.). Entomol. News., XLVI, 141, 1934.—14. Мануйлова Н., О механизме роста гусениц шелковичного червя, Русск. зоол. журн., 10, стр. 45, 1930.—25. Menusan H., The influence of constant temperature and humidity on the rate of growth and relative size of the bean weevil, Bruchus obtectus Say. Ann. Ent. Soc. Amer., XXIX, p. 279, 1936.—26. Teissier G., Croisance ponderale et croissance lineare chez les insectes. C. R. Soc. Biol., Paris, XCVIII. p. 842, 1928.—27. Id., Sur l'independance relative de la croissance et des mues chez les insectes, C. R. Soc. Biol., 98, p. 903, 1928.—28. Id., Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes. Trav. Stat. Biop. Roscoff., Paris, 9, p. 27, 1931.—29. Sitschak E., Untersuchungen über das Wachstum, der Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. I. Carausius morosus. Zt. Wiss. Zool., 123 p. 431, 1924. II. Tineola biselliella Hum. L. C. 126, p. 509, 1926. III. Cimex lectularius, Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere, 17, p. 471, 1930.

WACHSTUM UND PHYSIOLOGISCHER ZUSTAND BEI INSEKTEN UNTER DEM EINFLUSS DER UMWELTSFAKTOREN

Koshantschikov I. (Leningrad)

Zusammenfassung

Vorliegende Untersuchung betrifft die Aenderungen der Rubnerschen Konstante im Laufe des Entwicklungszyklus von Agrotis segetum und Loxostege sticticalis und die Beziehung ihrer Grösse zum Umweltsfaktoren (Wärme, Feuchtigkeit und Nahrung).

Bei Bestimmung der Atmungsintensität bediente ich mich der Apparate von Winterstein (für kleinere Objekte, etwa 10—20 mg) und Barkroft (für grössere, etwa 30—200 mg.). Alle Sauerstoffmengen sind pro Einheit (meistens 1 gr.) des Tiergewichts (des lebenden Organismus) gegeben und zu 760 mm. Atmosphärendruck und 0°C reduziert.

Die Untersuchung der Rubnerschen Konstante im Laufe des Entwicklungszyklus von Agrotis segetum ergab (sieh Abb. I) eine gesetzmäs-

sige Aenderung ihrer Grösse in Abhängigkeit vom physiologischen Zustande des Organismus in Beziehung auf seine Entwicklungsphase. Die Atmungsintensität eines Grammes der lebenden Substanz wird während der Embryogenese vergrössert und erreicht sein Maximum im ersten Larvenstadium. Während des Wachtums des Organismus vermindert sich die Rubnersche Konstante und im fünften larvalen Stadium erreicht sie ein gewisses Minimum. Beim Anfang der histolytischen Prozess, findet jedoch ein zweites Maximum statt, nach welchem ein absolutes Minimum der Rubnerschen Konstante im Puppenstadium beobachtet wird. Im Puppenstadium vergrössert sich die Rubnersche Konstante (parallel mit der Histogenese) und dieses Steigen wird noch in den ersten Tagen des Imaginallebens beobachtet; dieses Maximum entspricht der Reifungsperiode der Geschlechtsorgane, das letzte Maximum wird for dem Tode beobachtet. Die Untersuchung von Loxostege sticticalis (sieh Abb. 2) ergab eine ähnliche Kurve der Rubnerschen Konstante im Laufe des Entwicklungszyklus.

Der Einfluss der Umweltsfaktoren und zwar der Wärme, Feuchtigkeit und Nahrung bewirkt Aenderungen in der Grösse der Rubnerschen Konstante in allen Entwicklungsphasen. Sinken der Temperatur, Trockenheit und nicht adäquate Ernährung bewirken eine Verkleinerung der Rubnerschen Konstante, die Erhöhung der Temperatur dagegen vergrössert sie bedeutend.

Der Einfluss der Umweltsfaktoren während der Wachstumsperiode bewirkt nicht nur Aenderungen in der Grösse der Rubnerschen Konstante, sondern erhöht auch den Sauerstoffverbrauch für den Wachstumsprozess; der Zuwachs eines Grammes der lebenden Substanz unter optimalen Bedingungen der Umweltsfaktoren erfordert kleinere Mengen von Sauerstoff im Vergleich mit dem Sauerstoffverbrauch für den Zuwachs derselben Grösse beim Einfluss nicht optimaler oekologischer Faktoren.

Das Wachstum bei nicht optimaler Temperatur, Feuchtigkeit und Nahrung führt nicht nur zu Unterschieden im Energieverbrauch beim Wachstum, sondern auch zu einer verschiedenen chemischen Konstitution des Organismus. Als Reaktion auf den Unterschied in der chemischen Konstitution wird entweder eine Vergrösserung der Zahl der larvalen Stadium während des Wachstums und die Verlängerung der ganzen Wachstumsperiode beobachtet oder es entwickelt sich die Diapause, also der Stillstand der Entwicklung. Die Diapause stellt also eine kompensatorische Periode zum Wachstum unter nicht optimalen oekologischen Bedingungen dar.

Die Vergrösserung des Energieverbrauches während des Wachstums wird nicht nur durch die Wachstumsperiode begrenzt, sondern bewirkt auch eine Reihe Aenderungen des physiologischen Zustandes in den nachfolgenden Entwicklungsphasen. Im ganzen wird eine grossere Sterblichkeit unter jenen Bedingungen beobachtet, wo der Energieverbrauch beim Wachstum gesteigert ist, unter diesen Bedingungen wird auch die Lebensdauer des Imago und das Vermehrungspotential vermindert. Im Gegensatz hierzu führt das Wachstum unter optimalen oekologischen Bedingungen, wo der Energieverbrauch am schwächsten ist, zu keinem Absterben, einer Vergrösserung der Sexualproduktion und einer Verlängerung des Imaginallebens.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

ГЛЮТАТИОН И НАСЛЕДОВАНИЕ РОСТА У ОВЕЦ И У КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

М. Л. Карп

Всесоюзный научно-исследовательский институт животноводства. Лаборатория генетики и селекции (зав. — акад. А. С. Серебровский)

Введение

За последние годы проведено большое количество исследований, показавших, что глютатион является стимулятором роста. Госс и Грегори (Goss H. and Gregory P., 1933) обнаружили у кроликов резкие межпородные различия по глютатиону, коррелирующие с различиями в живом весе взрослых животных. Представляет большой интерес выявить, имеется ли такая же связь между глютатионом и живым весом у крупных, хозяйственно ценных животных и в какой степени она может быть использована в селекционной работе. Ставя перед собой эту задачу, мы в целях общей ориентировки исследовали небольшую группу овец и крупного рогатого скота, любезно предоставленную нам Институтом Аскания-Нова.

Материал и метод

Госс и Грегори (1933) определяли концентрацию глютатиона в тушках новорожденных кроликов, убитых после 48 часов голодания. Этот метод, разумеется, не применим к крупным ценным животным. Мы сочли нужным работать с кровью, полагая, что количество глютатиона в крови у здоровых животных может быть связано с количеством его во всем организме.

Исследована была венозная кровь у 93 баранов, 68 телок и 21 бычка. Среди баранов было 9 пород. Среди телок и быков 6 различных пород. Бараны были разных возрастов. Все использованные телки и бычки—красные немцы и немцы-зебу двухлетнего возраста; только 9 быков (сероукраинские, симменталы и зебу) четырехлетние. Содержание и кормление животных, сопоставленных между собой в данном исследовании, были почти совершенно одинаковыми.

Кровь взята была из вены jugularis. Восстановленный глютатион определялся по методу Удуард и Фрай (Woodward and Fry, 1932). 1 см^3 крови смешивался с 8 см^3 дестиллированной воды, прибавлялся по каплям 1 см^3 молярной сульфосалициловой кислоты и проводилось фильтрование. К фильтрату добавлялось 2,5 см^3 4% сульфосалициловой кислоты и 2,5 см^3 иодистого калия. Раствор затем тит-

ровался 0,001 норм. иодноватокислым калием. Расчет проводился по формуле Удуард и Фрай (1932):

$$\frac{n\ cm^3\ 0{,}001\ n\ KJO_3 \times 100}{3{,}26} = X\ mg\ GSH\ (\text{глютатион})\ \text{в}\ 100\ \text{см}^3\ \text{крови.}$$

Полученные результаты

Совершенно естественно, что при генетическом анализе влияния глютатиона на рост нас прежде всего интересует, в какой степени показательно для того или иного животного однократно проведенное у него определение глютатиона. Для выяснения этого вопроса нами проведены были повторные анализы крови у 26 баранов, показавших значительные различия по глютатиону. У 12 из них кровь была взята два раза, а у остальных 14 кровь взята по три раза через 4 дня. Как это видно из табл. 1, в течение указанного небольшого промежутка времени концентрация глютатиона в крови этих баранов почти не изменилась. Это является некоторой проверкой примененного нами метода исследования и в то же время показывает, что полученные числа действительно характерны для исследованных животных на данном отрезке времени.

Не проявляя заметного изменения в течение короткого времени, концентрация глютатиона в крови животных, повидимому, изменяется с возрастом. Возрастные различия в пределах каждой породы, правда, ни в одном случае не реальны, но сопоставление баранов различных возрастов выявляет тенденцию к постепенному повышению концентрации глютатиона до определенного момента, после которого количество глютатиона уменьшается (табл. 2). У каракулей медленно повышается концентрация глютатиона, но это повышение дольше продолжается. У прекосов быстрее идет увеличение глютатиона, но количество его резко уменьшается значительно раньше, чем у каракулей.

Межпородные различия по глютатиону и живому весу у баранов

Межпородные различия у баранов представлены в табл. 2. Среди исследованных двухлетних баранов гиссары обладают значительно меньшей концентрацией глютатиона, чем волошские (17,5 ± 1,8; 28,0 ± 2,4). По живому весу гиссары превосходят не только двухлетних, но трехлетних волошских баранов (71,2 ± 2,03; 56,9 ± 4,5; 65,9 ± 4,0).

Среди трехлетних баранов прекосы обладают самой высокой концентрацией глютатиона (30,9 ± 5,5). Мериносы незначительно отличаются от прекосов (30,2 ± 3,6). У крестьянских баранов—более низкая концентрация глютатиона (27,1 ± 2,2). Еще более низкая—у каракулей и самая низкая у прекос-мериносов (19,9 ± 5,1). Ни в одном случае, однако, различия по глютатиону статистически не реальны. Различия по живому весу весьма значительны. Резко выделяются мериносы с наибольшим живым весом (96,9 ± 2,6), реально отличающиеся в этом отношении от всех остальных пород. Прекосы значительно превосходят волошских баранов, крестьянских и каракулей (84,8 ± 5,0; 65,8 ± 2,0; 62,3 ± 2,6). Прекос-мериносы, обладающие наименьшей концентрацией глютатиона по живому весу, уступают только мериносам (разница реальна) и прекосам (разница не реальна).

Среди четырехлетних баранов прекосы тоже превосходят всех остальных по глютатиону (38,3 ± 0,4; их, правда, только две головы). Разница между четырехлетними прекосами и всеми остальными четырехлетними баранами по глютатиону вполне реальна. По живому весу прекосы превосходят каракулей и прекос-мериносов (98,0 ± 5,0; 74,0 ± 1,75; 74,7 ± 4,2), но они (прекосы) уступают мериносам, имеющим более низкую концентрацию глютатиона (98,0 ± 5,0; 113,5 ± 1,6). Разницы по глютатиону между четырехлетними мериносами и четырехлетними прекос-мериносами и каракулями вполне реальны и они коррелируют с различиями по живому весу.

Среди 5—6-летних баранов наиболее высокую концентрацию показывают каракули, обладающие наименьшим живым весом. Сопоставление 5—6-летних каракулей с прекосами и прекос-мериносами такого же возраста показывает обратную корреляцию межпородных различий по глютатиону с различиями по живому весу.

Межпородные различия по глютатиону и живому весу у крупного рогатого скота

По крупному рогатому скоту (табл. 3) выделяются двухлетние гибридные гаяло-сероукраинские телки со сравнительно высокой концентрацией глютатиона (34,82 ± 1,26), превышающей концентрацию глютатиона у других телок (кроме чистых зебу, у которых наиболее высокая концентрация глютатиона—36,84; зебу у нас оказались только две телки). Разница по глютатиону между гаяло-сероукраинскими телками и красными немками, а также гибридными телками, немками-зебу, статистически реальна—в 3,3—3,4 раза превышает ошибку разности. По живому весу гаяло-сероукраинские телки значительно превосходят красных немок и немок-зебу (350,0 ± ± 5,8; 282,6 ± 6,4; 256 ± 1,1). У красных немок и немок-зебу числа глютатиона почти одинаковы (29,45 ± 1,0; 30,06 ± 0,74). По живому весу красные немки значительно превосходят немок-зебу (282,6 ± ± 6,4; 256,0 ± 1,1).

Меньше всего глютатиона у сероукраинских телок (26,66 ± 2,9). Они обладают также и наименьшим весом (209 ± 1,53). Их оказалось, однако, только 5 голов, резко отличающихся между собой по глютатиону. σ по этой группе очень велика (7,9). Поэтому разница по глютатиону между сероукраинскими и гаяло-сероукраинскими телками только в 2,6 раза превышает ошибку разности.

У гибридных телок бантенго-сероукраинских глютатиона больше, чем у сероукраинских (31,29 ± 1,29), однако разница между ними только в 1,5 раза больше ошибки разности. Среди бычков наибольшая концентрация глютатиона у единственного быка-зебу (36,84). За ним следуют сероукраинские бычки (32,36 ± 2,33) — они старше всех остальных; им по 4 года, остальным по 2. Несколько ниже концентрация глютатиона у красных немцев (27,12 ± 1,13) и у немцев-зебу (28,68 ± 1,66). Разница между ними по глютатиону не реальна. По живому весу исследованные сероукраинские быки значительно превосходят красных немцев и немцев-зебу (481,2 ± 13,9; 370,7 ± 14,9; 360,0 ± 27,0).

У бычков красных немцев и немцев-зебу глютатиона меньше (хотя и не на много), чем у телок этих же пород. У сероукраинских быков глютатиона больше, чем у сероукраинских телок, но разница по глютатиону между бычками и телками ни в одном случае не реальна. По живому весу бычки значительно превосходят телок.

Таблица 2. Сопоставление средних чисел глютатиона в крови исследованных баранов различных пород со средним живым весом этих животных. GSH – глютатион

№	Название породы	Всего			2 года			3 года		
		n	GSH	средний вес	n	GSH	средний вес	n	GSH	средний вес
1	Мериносы	10	30,1±1,6	105,3±3,9				5	30,2±3,6	96,9 ±2,6
2	Прекос-мериносы	18	23,9±2,6	77,2±4,0				6	19,9±5,0	76,8 ±4,3
3	Прекосы	11	27,7±4,3	91,1±5,2				5	30,9±5,5	84,8 ±5,0
4	Каракули	21	28,4±1,8	76,7±2,0				10	24,8±2,6	62,3 ±2,6
5	Волошские	10	28,1±1,6	60,5±4,2	6	28,0±2,4	56,9±4,5	4	28,2±1,30	65,9 ±4,0
6	Гиссары	12	16,3±1,9	74,9±2,5	11	17,5±1,8	71,2±2,3			
7	Линкольн-гиссары	3	23,8±1,5	75,3±4,2	3	23,8±1,5	75,3±4,2			
8	Каракуль-гиссары	3	24,7±2,1	78,0±3,4	3	24,7±2,1	76,0±3,4			
9	Крестьянские	5	27,1±2,2	55,0±2,0				5	27,1±2	55,0±2,0

№	Название породы	4 года			5 лет			6 лет			7 лет		
		n	GSH	средний вес	n	GSH	средний вес	n	GSH	средний вес	n	GSH	вес
1	Мериносы	4	31,3±1,7	113,5±1,6							1	24,8	114,2
2	Прекос-мериносы	6	25,8±1,2	74,7±1,2	4	28,2±5,4	78,1±3,9	2	21,5±2,1	83,7±3,8			
3	Прекосы	2	38,3±0,4	98,0±5,0	3	19,0±7,6	97,0±5,5	1	26,4	—			
4	Каракули	3	27,6±0,3	74,0±1,75	1	39,3	—	7	32,4±0,38	71,4±0,8			
5	Волошские												
6	Гиссары										1	27,0	108,0
7	Линкольн-гиссары												
8	Каракуль-гиссары												
9	Крестьянские												

Заключение

Наряду с некоторыми случаями прямого соответствия различий по глютатиону весовым различиям между породами, проведенное исследование выявило ряд случаев обратного влияния и отсутствия всякого влияния глютатиона на живой вес. Госс и Грегори определяли глютатион у новорожденных крольчат. Мы определяли глютатион у взрослых животных. Возможно, что это—основная причина несовпадения наших результатов с результатами Госс и Грегори. Нам представляется, однако, что влияние глютатиона на рост не всегда достаточно ясно показано еще и потому, что интенсивность роста обусловлена большим количеством факторов, кроме глютатиона.

Наследование роста не может быть выявлено одним определением глютатиона. Оно может быть более или менее вскрыто только в результате комплексного исследования животных в различные периоды их роста по ряду основных факторов, обусловливающих рост, в том числе и по глютатиону.

Считаем своим долгом выразить благодарность акад. А. С. Серебровскому за ценные указания по данной работе.

Таблица 1. Результаты повторных определений глютатиона в крови у баранов

Порода	№	Концентрация глютатиона		
		1-е определение	2-е определение	3-е определение
Меринос	12	26,0	24,6	24,2
„	59	33,7	30,4	33,0
„	650	22,0	25,1	24,8
„	363	26,5	27,5	26,0
„	828	43,0	42,5	46,4
„	245	32,0	32,7	32,0
„	886	40,0	39,1	37,2
„	780	33,0	34,3	32,0
„	2208	36,5	34,5	35,5
„	531	25,5	22,8	24,8
Гиссар	527	4,8	3,6	6,0
„	481	25,2	28,8	30,0
Каракуль	1041	22,8	20,5	—
„	2193	38,1	44,6	—
Прекос	1313	45,6	46,0	—
Меринос	9/248	13,0	13,6	—
„	931/1	7,2	6,2	—
„	56/5	34,5	37,2	—
„	42/8	11,1	12,2	—
Прекос	86	45,8	37,2	—
„	7/4128	36,0	31,4	—
„	171	48,0	43,2	—
„	5	41,5	38,0	—
„	50/8	14,0	10,2	—
„	9	6,9	10,8	11,4
„	153	32,5	24,5	24,8

Выражаем также благодарность директору ИНГАЖ—Аскания-Нова т. А. А. Нуринову, его заместителю проф. Л. К. Гребню и зав. отдел. Института т.т. Моккееву, Ф. И. Доброгорскому и Б. Н. Гнедашу за большое содействие при организации проведенных исследований.

Таблица 3. Сопоставление средних чисел глютатиона в крови исследованных телок и бычков различных пород со средним живым весом этих животных

№	Название породы	n	GSH	Вес
1	Красные немки	18	29,45±1,01	282,6±6,4
2	Немки-зебу	29	30,06±0,74	256,0±1,07
3	Зебу	2	36,84±1,10	
4	Сероукраинские	5	26,66±2,91	209,0±1,53
5	Бантенг-украинские	4	31,29±1,29	
6	Гаяло-украинские	10	34,82±1,26	350,7±5,78
7	Красные немцы	7	27,12±1,13	370,7±14,9
8	Немцы-зебу	5	28,68±1,66	360,0±27,0
9	Зебу	1	41,1	
10	Сероукраинские	6	32,36±2,33	481,2±13,9
11	Симменталы-немцы	2	24,54±3,07	

GROWTH INHERITANCE AND GLUTATHIONE IN SHEEP AND CATTLE

M. D. Karp

Summary

The concentration of the reduced glutathione in the blood of 68 heifers, 21 steers and 93 rams of different breeds was determined by means of the method of Woodward and Fry.

Some cases of direct correlation of the glutathione differences with those of the weight between the breeds were noticed. But at the same time cases of negative correlation and the absence of any correlation of glutathione with the weight of animals were observed.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА И АНАЛИЗ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИЙ ГОРНОСТАЯ (MUSTELA ERMINEA L.)[1]

С. У. Строганов

Своевременный учет численности и прогноз урожая промысловых животных входят в число наиболее актуальных проблем планирования и организации охотничьего промысла, играющего огромную роль в социалистическом хозяйстве нашей страны.

Развивающиеся исследования по прогнозам урожайности промысловых форм нашей фауны настоятельно выдвигают требования разработки методики определения возраста изучаемых животных.

Разработкой методики определения возраста диких животных в последнее время занимался ряд исследователей. После появления работ Н. П. Наумова (1934) о возрасте белки была разработана методика определения возраста белки-телеутки (Sciurus vulgaris exalbidus Pall.) (Г. Гольцмайер, 1935), бурундука (Eutamias asiaticus Gmel.) (В. П. Теплов in litter.) и малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) (Н. П. Наумов, 1935). Во всех этих работах авторы в качестве критерия возрастных отличий брали изменения в строении зубной системы. Практика животноводства показывает, что зубы служат главным показателем возраста млекопитающего (см., например, Корневен и Лесбр, 1932). Исследование роста и интенсивности стирания зубов позволили нам выработать методику определения возраста горностая (Mustela erminea L.).

Просмотр других признаков строения черепа горностая, изменяющихся с возрастом, не дал удовлетворительных результатов. Изучение пропорций черепа разных возрастных групп дает признаки для определения зверя только в возрасте juvenes. У горностая после замены молочных зубов постоянными промеры черепа дают трансгрессивные ряды, не позволяющие пользоваться данными промеров. К таким выводам пришли П. Б. Юргенсон (1933) в своей работе по изменчивости черепа горностая и Н. П. Наумов (1935) при исследовании возрастных изменений черепа малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.).

Что касается исследования меха, когтей и размеров тела для выяснения возможностей определения по ним возраста, то положительных признаков для возрастной диференцировки горностая нами не найдено.

Для разработки возрастной шкалы мы исследовали около 400 черепов из коллекций Зоологического музея Московского государст-

[1] Работа выполнена в лаборатории Биостанции Союззаготпушнины в Погонно-Лосином острове.

венного университета и проф. МГУ С. И. Огнева. Все исследованные черепа хорошо этикетированы с точным указанием дат добычи. Пользуясь выработанной возрастной шкалой, мы произвели анализ возрастной структуры популяций горностая из трех районов, для чего было использовано еще 592 черепа. Таким образом, в основу предлагаемой работы легло исследование свыше 1 000 черепов горностая.

Для определения возраста горностая выводка текущего года необходимо знать время рождения молодых.

В настоящее время мы имеем следующие данные о сроках течки и деторождения у горностая.

По словам Л. П. Сабанеева, в центральной части Союза течка горностая происходит в марте (ст. ст.), а в более южных районах — в феврале (ст. ст.). 30 апреля А. А. Силантьеву в бывшем Балашовском уезде бывшей Саратовской губернии доставлена пара взрослых горностаев, добытых из разрытой норы, в которой было несколько слепых детенышей. Е. П. Спангенберг сообщил мне, что 4 мая 1922 г. он добыл 3 детенышей горностая длиной около 3 вершков, из гнезда близ ст. Кудинова Нижегородской железной дороги. 2 апреля А. Райко в бывшем Борисопольском уезде бывшей Полтавской губернии добыл самку горностая, по вскрытии которой была обнаружена беременность 10 эмбрионами. По данным А. А. Браунера (1923), в Украинской ССР время размножения горностая — конец марта (нов. ст.), но иногда и раньше. Так, 9 (22) февраля 1898 г. близ города Херсона были найдены в гнезде 3 слепых детеныша. П. Б. Юргенсон (1932) говорит, что в южной части УССР наблюдаются случаи течки у горностая в конце декабря. В Германии течка горностая по данным местных наблюдателей (см., например, L. Heck, Brehms Tierleben, Bd. III, 1915) происходит ранней весной. 6 июня 1931 г. Е. П. Спангенберг добыл 4 только что прозревших детенышей в окрестностях Ак-Булака в Тургайской степи.

По наблюдениям М. Д. Зверева (1931), течка у горностая в северной части Западной Сибири происходит, примерно, в марте. В апреле там был найден помет слепых детенышей. По данным Г. Д. Дулькейта (1929), на острове Большой Шантар самка горностая мечет детенышей в апреле.

В. Н. Троицкий (1930) сообщает, что в бывшем Канском округе течка у горностая „начинается в конце февраля и растягивается до середины марта. В самом конце апреля, а чаще в начале мая можно найти молодых". Обычно их бывает 6—8. В конце апреля этот автор вскрыл самку горностая, добытую в районе ст. Дупленская Омской железной дороги. Самка оказалась беременной уже сформировавшимися зародышами.

По словам И. В. Жаркова (in litter., 1934), в Татарии в начале марта 1931 г. ему была доставлена самка горностая, беременная 9 эмбрионами, длиной около 20 мм. Названным автором в период с 11 по 24 мая было исследовано в разных районах Татарии 11 гнезд горностая с молодыми детенышами различного возраста, причем самые старшие достигали $^3/_4$ длины взрослых. А. Першаков (1928) наблюдал 25 апреля 1925 г. самку горностая со слепыми детенышами.

Беременность по данным Heinrath (Brehm, l. c.) и П. А. Мантейфеля (1927) продолжается 74 дня, т. е. почти 12 недель. Однако есть предположения, что, подобно соболю, у горностая срок беременности может быть очень растянут, включая латентный период. И. Жарков (in litt.) сообщает о беременности 11 зародышами самки горностая, пойманной в мае 1934 г. и павшей в Казанском зоопарке 20.IV.1935 г. Самка содержалась в изолированной клетке.

В общем, как показывают приведенные выше данные, сроки деторождения у горностая колеблются в зависимости от географического положения местности и других еще не изученных причин.

Тем не менее, сопоставляя даты находок молодых различных возрастов, срок рождения детенышей следует отнести на конец марта, апрель и май, за исключением УССР, где, видимо, самка мечет детенышей раньше.

Если принять, что молодые родятся в апреле или мае, то смена молочных зубов постоянными происходит у них к трехмесячному возрасту. Во второй половине июля встречаются горностаи с уже постоянными зубами.

Череп молодого горностая с сохранившейся молочной системой зубов имеет овально-круглую форму и лишен характерных затылочного и сагиттального гребней. Он отличается большей приподнятостью всего заднего теменного отдела (сравнительно с взрослой особью)

и крайней укороченностью носового отдела. Foramina infraorbitalia более узки и вытянуты в бока. Швы хорошо выражены. После смены молочных зубов постоянными (конец июля — август) происходит срастание швов, за исключением шва, ограничивающего ossa nasalia. Намечается супраокципитальный и сагиттальный гребни. Весь череп носит еще ювенальный характер. Зубы достигают размеров таковых взрослых особей.

В октябре — ноябре супраокципитальный и сагиттальный гребни выражены резче, швы срастаются. Поверхность костей уплотняется, становится как бы лощеной. На поверхности мозговой капсулы намечаются концентрические выпуклости. Череп теряет ювенальные черты, становясь мало отличимым по конфигурации от такового взрослого горностая. С этого времени распознавание возраста горностая должно основываться уже на изменениях, происходящих в зубной системе, именно на стирании хищнического (плотоядного) и коренного зубов верхней челюсти и первого коренного нижней челюсти.

ОПИСАНИЕ ЗУБОВ ГОРНОСТАЯ

Зубная формула горностая

$$i\ \frac{3-3}{3-3}\ ;\quad c.\ \frac{1-1}{1-1}\ ;\ pm.\frac{3-3}{3-3}\ ;\quad m.\ \frac{1-1}{2-2}=34$$

Молочные зубы горностая отличаются от постоянных следующими признаками. Резцы и клыки менее развиты, более остры. Второй верхний ложнокоренной зуб трехвершинный (постоянный этот зуб имеет одну вершину). Второй и третий ложнокоренные нижней челюсти также трехвершинны, тогда как соответствующие им постоянные зубы одновершинны.

Резцы верхней челюсти дефинитивной зубной системы крупнее нижних и расположены в один ряд. Они слегка изогнуты внутрь и, встречаясь с противостоящими зубами, слабо налегают на них. Передний край их вершин овально закруглен. Жевательная поверхность верхних резцов срезана и обращена внутрь. Зуб имеет долотообразную форму. Окрайки верхней челюсти значительно превосходят по величине средние резцы и по форме напоминают клыки.

Резцы нижней челюсти отличаются от верхнечелюстных, помимо величины, формой и расположением. Их вершина — усеченная, жевательная поверхность горизонтальна, и расположены они в два ряда — два зуба перед окрайками отодвинуты вглубь, к ротовой полости.

Клыки сильно развиты у обоих полов. Верхнечелюстные клыки составляют между собой и окрайками промежуток для клыков нижней челюсти. Последние сидят около самых резцов. Коронка имеет форму конуса, изогнутого кзади. Клыки верхней челюсти сильнее клыков нижнечелюстных. Корень имеет изогнутую конусовидную форму.

Ложнокоренные верхней челюсти. Первый развит слабо. Его коронка в виде лопасти имеет форму прямоугольного треугольника, поставленного на основание и гипотенузой направленного в сторону второго ложнокоренного зуба. Этот последний более сильно развит и имеет одновершинную лопасть в виде равнобедреного треугольника. Хищнический зуб, самый мощный в аркаде, имеет три корня (два передних и один задний); этот последний более велик. Коронка зуба представляет собой лопасть, слаборазделенную на две части: заднюю и переднюю. Задняя лопасть слабо развита, оканчивается кзади под прямым углом. Передняя значительно больше и островершинна, кнутри она имеет бугорок внутреннего валика.

Ложнокоренные нижней челюсти. Первый ложнокоренной зуб весьма слабо развит и имеет уплощенную жевательную поверхность. Второй и третий ложнокоренные по структуре похожи на первый и второй ложнокоренные верхней челюсти, но несколько массивнее последних.

Коренной зуб верхней челюсти растянут поперек зубного ряда и на жевательной поверхности коронки имеет две бугорчатых площадки, расположенных одна снаружи, а другая внутрь (к язычной стороне). Он имеет только один корень, сплющенный спереди назад, иногда раздваивающийся на конце.

Коренные зубы нижней челюсти. Коронка первого коренного, он же плотоядный, имеет три островершинных призматических лопасти, из которых самая мощная средняя лопасть, она же самая остроконечная. С внутренней стороны коронка имеет между лопастями два вдавления или вырезки. Посажена она на два корня. Второй, он же последний, коренной зуб сильно редуцирован, имеет форму усеченного конуса. Сидит он на одном корне.

Характер стирания зубов

Стиранию подвергаются все зубы у горностая. В стирании резцов, клыков и ложнокоренных, за исключением верхнего плотоядного зуба, никакой закономерности проследить не удалось, так как здесь очень велики индивидуальные вариации.

Совершенно иную картину дает исследование процесса стирания верхнечелюстных хищнического и коренного зубов и первого коренного зуба нижней челюсти. При сжатии верхней и нижней челюсти, а следовательно, и при разгрызании пищи верхний хищнический зуб налегает на наружную поверхность нижнего хищнического зуба наподобие ветвей ножниц, и при соприкосновении между ними должно происходить трение. Верхний коренной жевательной наружной бугорчатой площадкой налегает также на наружную поверхность нижнего хищнического зуба, на его последнюю лопасть. При этом вырезка между средней и задней лопастями нижнего хищнического зуба налегает на пространство между наружной и внутренней бугорчатыми площадками верхнего коренного зуба, деля его, таким образом, на две части. При этом на внутреннюю бугорчатую площадку этого зуба давления нет.

Повидимому, характер работы этих зубов и нагрузка на них наиболее постоянны, почему процессы стирания идут правильнее, чем на других зубах, и степень их стертости может быть принята за наиболее точный возрастной критерий.

Признаки стирания зубов у горностая появляются поздно, в возрасте около одного года жизни.

Проверив изложенные данные на серии в 700 черепов горностая, мы и избрали указанные зубы в качестве возрастного критерия, почему в дальнейшем и сосредоточиваем на них свое внимание.

Возрастные изменения в зубной системе

Как было указано выше, в конце июля и в августе после замены молочных зубов постоянными последние быстро развиваются и к октябрю — ноябрю достигают развития взрослых. В этот период все зубы очень белы, поверхность их блестяща, вершины лопастей верхнего хищнического зуба не притуплены, эмаль сохранена. Это соответствует примерно 6—7-месячному возрасту.

В течение следующих зимних месяцев вплоть до марта „острорежущая“ вершина лопастей верхнего хищнического зуба несколько притупляется и вследствие стирания эмали становится шлифованной. Черепа с таким состоянием зубной системы попадаются в материале, собранном за осенне-зимний промысловый сезон, и соответствуют возрасту выводка текущего года, т. е. примерно от 6–7 месяцев до 1 года (рис. 1 и 2).



Рис. 1. 1 год

Рис. 2. 1 год

Дальнейшую стадию представляют экземпляры, добытые в течение летних месяцев, с все более и более усиливающимся притуплением, т. е. шлифованием острорежущей вершины лопастей верхнего хищнического зуба. Анализ материала показывает, что за дальнейшую стадию возрастных изменений зубов горностая нужно при-

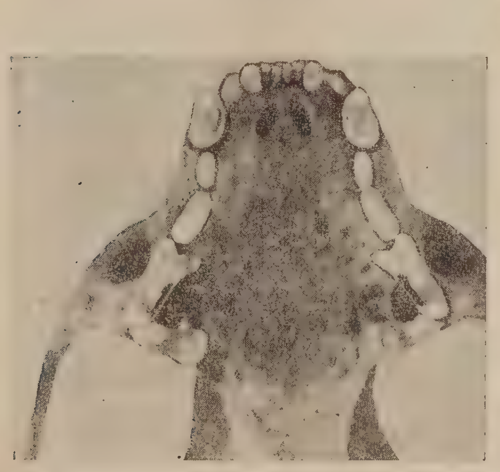
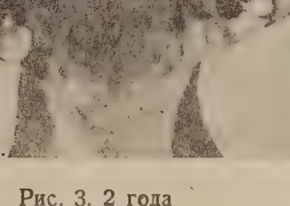



Рис. 3. 2 года

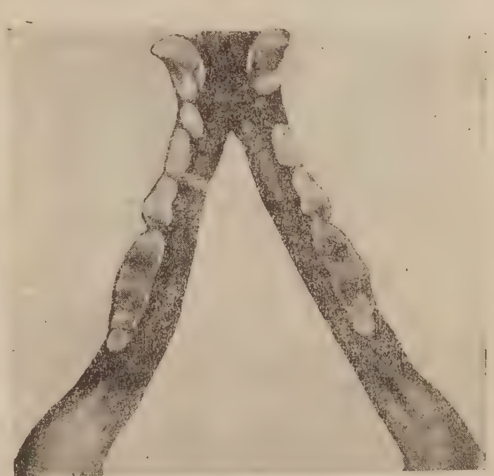


Рис. 4. 2 года

нять стирание шлифованной острорежущей вершины лопастей верхнего хищнического зуба, до обнажения дентина, в виде узкой полоски. Оно в основном еще не изменяет профиля зуба. Подобные изменения имеют место у экземпляров, добытых в течение ноября – марта, т. е. имеющих, надо полагать, возраст от 1 года 7 месяцев до 2 лет (рис. 3 и 4).

Распознавание по стиранию зубов дальнейших возрастных стадий становится труднее. Однако, сопоставляя даты добычи и интенсивность стирания жевательных поверхностей зубов, мы считаем возможным выделить следующие возрастные стадии, для различения которых мы пользовались интенсивностью стирания, установленной для первого года жизни.

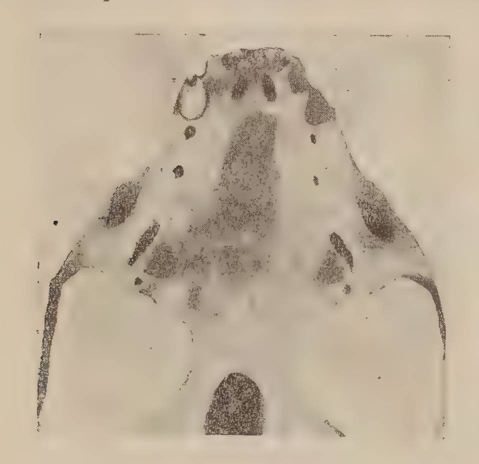


Рис. 5. 3 года

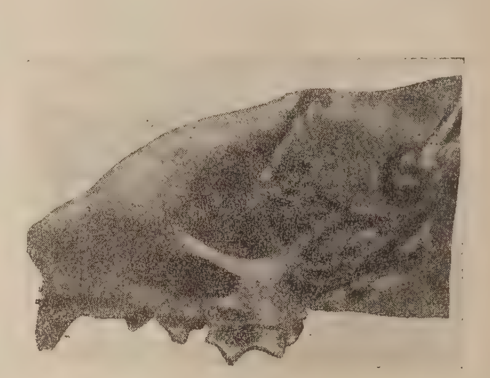


Рис. 6. 3 года

Группе, соответствующей возрасту около 2 лет 6 месяцев — 3 лет свойственны следующие изменения зубов. Острорежущая вершина лопастей верхнего хищнического зуба имеет обнажение дентина, увеличенное примерно вдвое. Профиль хищнического зуба приобретает вид арки с полукруглым сводом. Кроме того, дентинное пятно появляется на жевательной поверхности наружной бугорчатой площадки верхнего коренного зуба (рис. 5 и 6). Внутреннее вдавление (вырезка) между первой и средней лопастью первого коренного зуба (плотоядного) нижней челюсти затронуто стиранием, чего не было на втором году жизни (рис. 7).



Рис. 7. 3 года

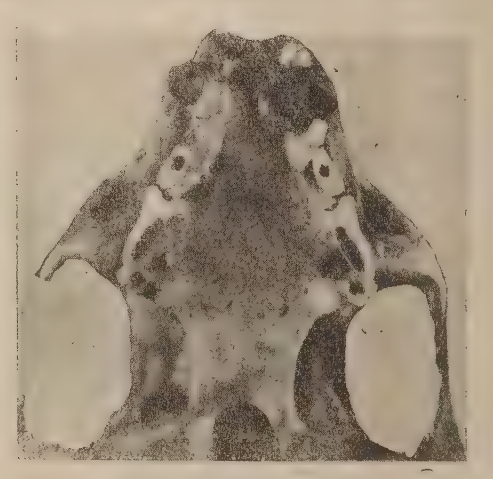


Рис. 8. 4 года

К возрасту около 4 лет стирание указанных зубов значительно усиливается. Задняя лопасть верхнего хищнического зуба сглажи-

вается почти до основания коронки. Таким образом, этот зуб становится как бы однолопастным. Пониженная вершина оставшейся лопасти только доходит до альвеолы нижнего плотоядного зуба. Профиль рассматриваемого зуба теряет вид арки и принимает форму треугольника с притупленной вершиной (рис. 8). Жевательная поверхность наружной бугорчатой площадки верхнего коренного зуба стерта около половины площади поперечного сечения (рис. 9).

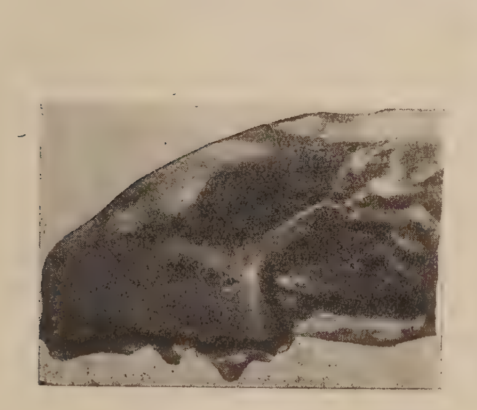


Рис. 9. 4 года



Рис. 10. 4 года

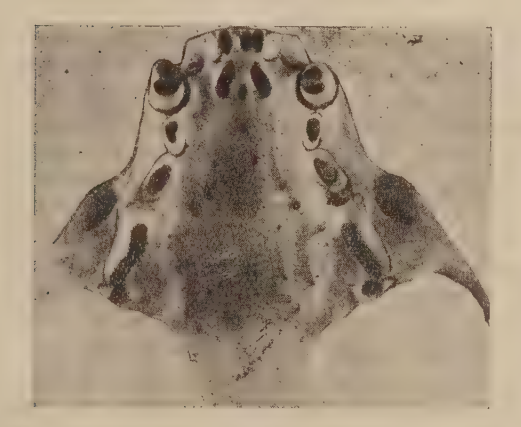


Рис. 11. 5 лет

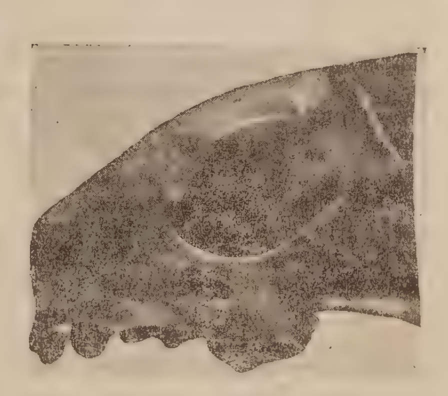


Рис. 12. 5 лет

Все три лопасти первого нижнего коренного зуба и внутреннее вдавление между первой и второй лопастями затронуты стиранием (рис. 10).

В возрасте около 5 лет, вследствие резкого стирания вершины лопасти верхнего хищнического зуба, полоса обнаженного дентина на вершине этой лопасти сливается с дентинным пятном жевательной поверхности наружной бугорчатой площадки верхнего коренного зуба, занимающим почти всю площадь поперечного сечения последней (рис. 11). Профиль верхнего хищнического зуба получает форму треугольника с тупым углом при вершине (рис. 12). Вершина этого зуба не доходит до альвеолярного края нижней челюсти.

Наконец, в группе, которую следует отнести к старческому возрасту, около 7 лет, дентинная полоса верхнего хищнического зуба занимает почти всю площадь основания коронки. Лопасти сглажены.

Профиль рассматриваемого зуба имеет вид трапеции, в которой большим основанием служит шейка зуба.

Что касается различий и интенсивности стирания зубов, вызываемых составом пищи в различные годы и в различных географических зонах и стациях, то исследования последних лет показывают, что они незначительны.



Рис. 13. 5 лет

Рис. 14. 6—7 лет

Пищевой режим горностая довольно однообразен на всем протяжении ареала этого хищника. Можно полагать, что он вызывает близкое по результатам стирание зубов, повидимому, не выходящих за пределы индивидуальных колебаний, наблюдаемых в одной возрастной группе. Состав пищи горностая состоит в основном из мышевидных и некоторых других, иногда довольно крупных грызунов. Этот состав, конечно, видоизменяется в зависимости от типа стаций горностая соответственно их фауне. Так, по П. Б. Юргенсону (1932), в поймах рек, в низинах близ озер главное значение имеет для питания горностая водяная крыса и второстепенное — рыба, в равнинной тундре — лемминги, в степных районах — суслики и т. д. Можно считать мелких грызунов основным видом пищи горностая.

Вполне возможно, что описанные изменения в пищевом режиме отдельных особей горностая и вызывают некоторое влияние на темп стирания зубов, но оно невелико и практического значения при анализе возрастного состава популяций иметь не будет. Сказанное позволяет нам предполагать, что намечаемая возрастная шкала вполне применима для определения возраста горностая.

СИНОПТИЧЕСКАЯ ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА ГОРНОСТАЯ (MUSTELA ERMINEA L.) ПО ЗУБАМ[1]

I. Череп имеет молочные зубы. Он вздут, имеет округло-овальную форму. Швы хорошо выражены, четко очерчивают границы отдельных костей. Характерных супраокципитального и сагиттального гребней нет или таковые только намечаются.

juvenis около 3—4 месяцев

II. Череп молочных зубов не имеет . . . . A.

[1] При определении возраста по зубам необходимо пользоваться бинокуляром, так как даже сильная лупа не дает всех деталей характерного стирания зубов. При некотором навыке определение возраста одного черепа безошибочно производится в 2—3 минуты.

А. Зубы постоянные достигли развития, как у взрослых особей. Они снежнобелые, поверхность их блестяща, эмаль сохранена. Следов стирания на зубах ни в виде шлифования жевательных поверхностей, ни в виде обнажения дентина нет совершенно. Сагиттальный и супраокципитальный гребни выражены резко. Череп теряет ювенальные черты и мало отличается по конфигурации от черепа взрослого горностая.

subadultus около 6—7 месяцев.

В. На зубах имеются следы стирания, выраженные или в виде шлифования жевательных поверхностей, или в виде обнажения дентина . . . . A¹, B¹, C.

A¹. Следы стирания выражены в виде шлифования жевательной поверхности только одного верхнего плотоядного зуба. „Острорежущая" поверхность вершин лопастей этого зуба, вследствие стирания эмали, шлифована и как бы притуплена (рис. 1 и 2).

adultus около 1 года

B¹. Следы стирания выражены в виде обнажения дентина. Однако дентинные пятна не слиты в виде общей дентинной полосы двух задних зубов верхней челюсти . . . . . . a, b, c.

a) Следы стирания в виде дентинной полосы имеются только на вершине верхнего плотоядного зуба. Указанная дентинная полоса проходит по задней „острорежущей" поверхности вершины верхней лопасти и по вершине задней лопасти. Профиль этого зуба в основном не изменен (рис. 3 и 4).

adultus около 2 лет

b) Дентинная полоса, проходящая по „острорежущей" поверхности верхнего плотоядного зуба, увеличена вдвое по сравнению с предыдущей стадией. Профиль этого зуба имеет форму арки с полукруглым сводом (рис. 6). Жевательная поверхность наружной бугорчатой площадки имеет дентинное пятно в виде равнобедреного треугольника или квадрата с грубо очерченными границами (рис. 5).

adultus около 3 лет.

c) Профиль верхнего плотоядного зуба имеет форму гребня с сильно притупленной вершиной (рис 9). Задняя лопасть этого зуба сглажена почти до основания коронки. Передняя лопасть верхнего плотоядного зуба сильно стерта и при сжатии челюстей не закрывает альвеолы нижнего плотоядного зуба. Дентинное пятно на жевательной поверхности наружной бугорчатой площадки верхнего коренного зуба занимает около половины площади поперечного сечения (рис. 8).

adultus около 4 лет.

С. Дентинные полосы двух задних зубов верхней челюсти слились и образуют общую полосу.

a¹) Полоса обнаженного дентина, проходящая по вершине лопасти верхнего плотоядного зуба, слита с дентинным пятном жевательной поверхности наружной бугорчатой площадки верхнего коренного зуба. Это дентинное пятно занимает почти всю площадь поперечного сечения наружной бугорчатой площадки (рис. 11). Профиль верхнего хищнического зуба имеет форму треугольника с тупым углом при вершине (рис. 12).

adultus около 5 лет.

b¹) Дентинная полоса верхнего плотоядного зуба равна почти всей площади основания коронки; лопасти его сглажены. Профиль этого зуба имеет вид трапеции, большим основанием которой служит шейка зуба (рис. 13 и 14).

senex около 6—7 лет.

ВОЗРАСТНОЙ АНАЛИЗ СОСТАВА ПОПУЛЯЦИЙ ГОРНОСТАЯ

Для возрастного анализа состава популяций горностая мы имели следующие материалы. Серия из 83 черепов горностая, собранных Г. Д. Дулькейтом в промысловый сезон 1925/26 г. на острове Большой Шантар; 192 черепа, собранные в промысловый сезон 1933/34 г. сотрудниками Волжско-Камской биостанции; 119 черепов, собранных в сезон 1930/31 г. той же станцией в Мензелинском и Красноборском районах Татарской АССР, и 198 черепов, собранных М. Д. Зверевым в период февраль — апрель 1929 г. в Западной Сибири. Всего исследовано 592 черепа. Весь перечисленный материал собран от охотников, промышлявших горностая, как указано выше, в сезон промысла зверя. Таким образом, исследованные серии характеризуют состояние популяции в момент промысла горностая и относительно верно отражают ее возрастной состав в природе. Их можно рассматривать как пробы из популяций горностая, взятые в период промысла в районах с различной интенсивностью последнего.

При помощи выработанной нами шкалы для определения возраста горностая мы произвели анализ перечисленных выше проб из популяций для выяснения их возрастной структуры и ее особенностей. Результаты даны в приводимых ниже таблицах и кривых.

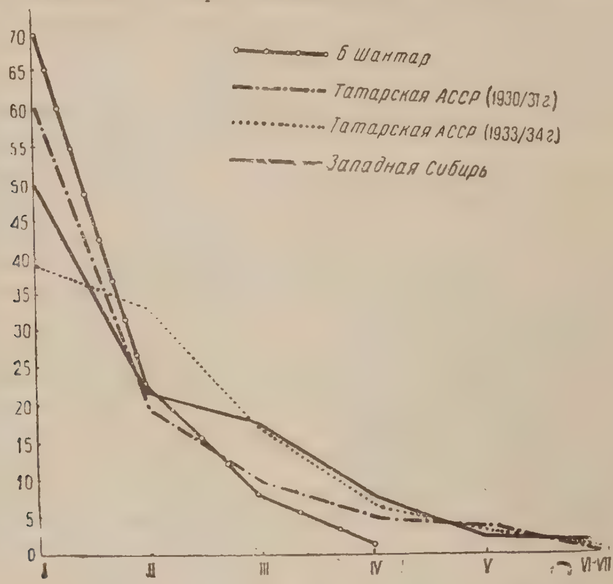


Рис. 15. Продолжительность жизни и процесс отмирания стада у горностая (Mustela erminea L.)

Таблица 1. Возрастной состав популяций горностая

	1 год		2 года		3 года		4 года		5 лет		6 лет и старше	
	колич.	%	колич.	%	колич.	%	колич.	%	колич.	%	колич.	%
Остров Большой Шантар	56	69,0	19	23,5	6	7,4	2	2,3	—		—	
Татарская АССР (1933/34)	74	38,5	65	33,8	32	16,7	13	6,8	6	3,1	2	1,1
Мензелинский и Красноборский районы Татарской АССР (1930/31)	72	60,5	24	20,2	12	10,01	6	5,04	4	3,3	1	0,8
Мензелинский район (1929/30)	14	62,5	4	20,8	5	25,0	1	0,5	—		—	
Западная Сибирь (1929)	98	49,5	45	22,8	32	17,2	14	7,0	7	2,5	2	1,0

Приведенные таблица и кривые возрастного состава популяций горностая позволяют сделать некоторые заключения о продолжительности и процессе отмирания стада у горностая в разные годы в различных районах и в различных условиях промысла этого вида.

Необходимо отметить три особенности в возрастной структуре исследованных проб из популяций горностая:

1. Различное соотношение молодых первого года к более старым возрастным группам во всех исследованных пробах.

2. Резкая количественная разница между отдельными возрастными группами горностая из Татарской АССР и Западной Сибири, с одной стороны, и с острова Большой Шантар—с другой.

3. Предельный возраст шантарского горностая значительно снижен по сравнению с горностаем, населяющим Западную Сибирь и Татарскую АССР. В то время как в последних двух районах некоторое количество горностая доживает до 6—7 лет и старше, предельный возраст шантарского горностая, по нашим данным, определяется 4 годами.

Отмеченные особенности должны найти свое объяснение в следующем.

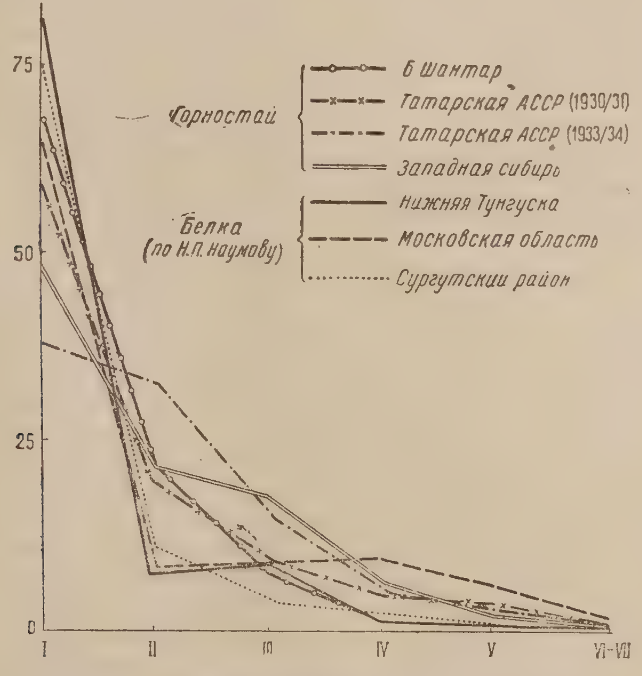


Рис. 15. Процесс отмирания стада у горностая (Mustela erminea L.)

Различное соотношение прибылых зверей к взрослым в различных районах и в различные годы, несомненно, указывает на различные экологические условия для изучаемого хищника в данном районе в определенное время. Группа молодых (прибылых) горностаев, как указано в табл. 1, составляет по отношению к взрослым на острове Большой Шантар 69,1%, в Мензелинском и Красноборском районах Татарской АССР—60,5%. Такое соотношение молодняка и взрослых, повидимому, типично для результатов промысловой добычи хищника в течение всего сезона. Примерно, такие же результаты были получены П. Козловым (1931) для степного хоря (Putorius eversmanni Les.) в Нижневолжском крае—5:2. Нужно отметить, что П. Б. Юргенсон (1933), пользуясь комплексом пластических краниологических признаков, выделил из 74 черепов шантарского горностая группу прибылых горностаев в количестве 54 особей, что совпадает с полученными мною результатами. Это совпадение подтверждает правильность избранного нами возрастного критерия, так как мы оба исследовали один и тот же материал.

Сравнивая наши данные с аналогичными указаниями Н. П. Наумова (1934, 1935) для белки и малого суслика и Н. И. Калабухова (1933) для малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.), мы прежде всего видим резкую разницу в рассматриваемом соотношении молодых и взрослых. В пробах из популяции белки молодые составляют от 66,6 до 82,5%. Для суслика эта группа указывается Н. И. Калабуховым в количестве 67%, что приближается к горностаю, тем более, что Н. П. Наумов (1935) для того же суслика группу годовиков указывает в количестве 54,7%. Причины этого лежат в биологии рассматриваемых видов. Белка за год приносит в среднем 8—10 бельчат, размножаясь дважды, тогда как суслик дает один помет в год, в среднем из 5—6 молодых. Горностай мечет молодых также один раз в год, но количество молодых колеблется от 4 до 13 в помете.

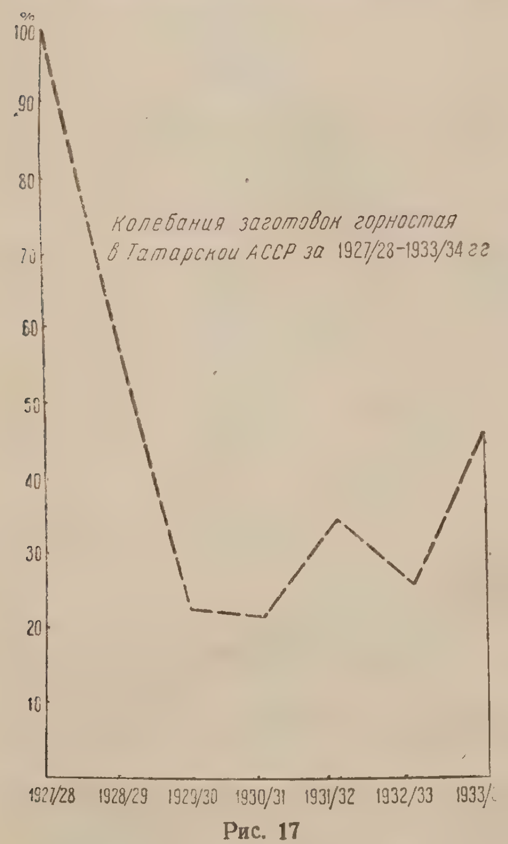


Рис. 17

Соотношение прибылых и взрослых в составе пробы из популяции горностая из Западной Сибири (молодых 49,5%) также нужно признать „нормальным". Исследованная серия черепов горностая была добыта, как указывалось выше, в период с 26 января по 1 апреля, т. е. в конце промыслового сезона. Несомненно, что главная масса прибылых отлавливается в первой половине промыслового сезона, когда в ловушку молодой зверь попадает чаще, чем более опытные взрослые особи. Таким образом, к концу сезона соотношение прибылых и взрослых должно несколько нивелироваться.

Что касается соотношения прибылых и взрослых особей в составе пробы из популяции горностая Татарской АССР за 1933/34 г. (молодых 38,5%), то здесь резко бросается в глаза чрезвычайно низкий процент молодых. Возможность ошибки в определении возраста горностая первого года, на наш взгляд, исключена совершенно, так как, помимо степени стертости зубов, череп прибылого горностая легко отличается от такового взрослой особи совокупностью пластических признаков. Исследованный материал является также полноценным, так как, по сообщению В. П. Теплова и В. Тихвинского, черепа собирались от промышленников без всякого отбора в течение всего промыслового сезона. Следовательно, в этом случае можно определенно утверждать об имевшей место массовой гибели молодняка горностая весной или летом, предшествовавшими сезону промысла. Сказанное подтверждается и данными заготовок горностая.

График (рис. 17) показывает добычу горностая по Татарской АССР за время с 1927/28 по 1933/34 г. включительно. Как видно из построенной кривой, наименьшая добыча горностая падает на 1929/30,

1930/31, 1931/32 и 1932/33 гг. Снижение добычи горностая за первые из указанных годы В. Тихвинский (in litter.) объясняет происшедшим отливом охотников в сельское хозяйство. Основная масса охотников была отвлечена от промысла для выполнения сельскохозяйственных работ в только что возникших колхозах. Лишь в связи с организационным укреплением колхозов, начиная с 1931/32 г., заготовки горностая начинают возрастать, но еще далеко не достигли уровня 1927/28 и 1928/29 гг. Не достигли этого уровня заготовки горностая и в 1932/33 и 1933/34 гг., но причины здесь уже иные. На численность горностая в Татарской АССР, помимо общих причин, обусловливающих колебания численности этого хищника в различных районах его ареала, влияет уровень весеннего, а может быть и осеннего разлива Камы. Как известно, горностай в Татарской АССР, как и везде, населяет преимущественно пойменные стации. По данным И. В. Жаркова (in litter., 1934), „припойменные районы в Татарии и Башкирии дают показатели заготовок от 1 до 5 на 1 000 га; внепойменные, хотя бы и имеющие значительную лесистость, дают показатели заготовок горностая в пределах сотых и десятых долей и редко выше целой единицы. Разница между показателями заготовок с 1926 по 1934 г. настолько велика, что часто превышает разницу в годичных колебаниях". Н. Башкиров и Н. Д. Григорьев (1931) указывают, что „запасы его (горностая, С. С.) резко падают в пойменных угодьях после высоких вод, тем более что леса в некоторых пунктах сведены почти без остатка и для горностая, особенно для его детенышей, здесь часто вовсе не остается убежищ". Гибель детенышей горностая в момент разлива Камы подтверждает и А. А. Першаков (1928), наблюдавший 25 апреля 1925 г. попытки самки горностая спасти детеныша из затопляемого водой гнезда. В половодье пойма низовий Камы и пойма Волги затопляются водой, и начало разлива совпадает со временем рождения детенышей. Несомненно, что высокий разлив Камы и Волги в прибрежных районах Татарской АССР как экологический фактор имеет колоссальное значение и губительно сказывается на только что появившихся и еще не окрепших детенышах горностая, и тем самым оказывает влияние на колебание численности этого хищника.

Рис. 18. Данные заготовок горностая (пунктир) и уровень весеннего разлива Камы у Елабуги (столбики по данным НКЗема СССР)

Сопоставляя данные заготовок горностая по Татарской АССР с уровнем разлива Камы, видно, что максимальный за последние годы разлив Камы весной 1932 г. совпадает с минимальным количеством заготовок в 1932/33 г. (рис. 18).

Весенний разлив Камы в 1933 г. был, повидимому, благоприятным для размножения горностая. Однако заготовки 1933/34 г. еще не достигли и 50% уровня 1927/28 г., что, видимо, обусловлено другими причинами, вызвавшими резкое снижение численности изучаемого зверя.

Сказанное подтверждает сделанный нами вывод о массовой гибели молодняка весной или летом 1933 г. Причины этой гибели, к сожалению, выяснить не удалось. Не исключена возможность, что имела место эпизоотия у горностая. А. Н. Формозов (1935), сообщая о добыче в Казахстане больного туляремией степного хорька, считает этот „факт имеющим огромное значение в выяснении связи колеба-

ний численности грызунов, болеющих туляремией, и хищников, охотящихся за ними".

При исследовании вопроса о продолжительности жизни и процессе отмирания стада у горностая в различных районах и в различные годы мы для более точного анализа применили математические методы. С этой целью использована формула определения процента смертности и переживания, применяемая Барановым (1918).

$$K = \frac{\lg n_1 - \lg n_2}{(t_1 - t_2)0{,}434},$$
$$\lg f = K \cdot 0{,}434,$$
$$M = 100 - f,$$

где K означает коэфициент смертности, f—процент переживающих особей к концу избранного отрезка времени; M—процент смертности за год; t_1, t_2—крайние исследуемые возрастные группы; n_1 и n_2—численность исследуемых крайних возрастных групп.

Результаты, полученные этим путем, приводятся в табл. 2[1].

Таблица 2

Район и год	f	M	K
	в процентах		
Татарская АССР, 1931—1934 гг.	46,14	53,86	0,774
Мензелинский и Красноборский районы Татарской АССР, 1930/31 г.	49,34	50,66	0,707
Западная Сибирь, II–IV, 1929 г.	50,08	49,92	0,692
Остров Большой Шантар, 1925/26 г.	32,46	67,54	1,126

Приведенные данные показывают, что коэфициенты смертности и выживания горностая для Западной Сибири и Татарской АССР чрезвычайно близки друг другу. Это должно свидетельствовать об одинаковых экологических условиях для обоих этих районов и об одинаковой интенсивности в них промысла горностая.

Судя по имеющимся данным, по экологии горностая в Западной Сибири и Татарской АССР, изученной относительно более полно, чем в других районах, характер стаций, питания, сроки деторождения и др. нашего хищника носят общие черты для обоих названных районов. По систематическим признакам западносибирский горностай—*Mustela erminea tobolica* Ogn.—весьма близок к волжско-камскому горностаю.

Относительно промысла горностая П. Б. Юргенсон (in litter., 1931), недавно исследовавший этот вопрос, пишет, что „характерно для промысла горностая, что наивысшие показатели добычи дают полупромысловые районы, например, бывшие Вятская, Череповецкая губернии и районы по обе стороны Уральского хребта. Это зависит, с одной стороны, от того, что горностая много промышляют непро-

[1] При вычислении мы брали возраст, начиная с 2 и до 6,5 лет, так как смертность горностая за время первого года жизни или интенсивность размножения зверя в годы взятия проб из популяций для всех исследованных районов настолько различна, что требует специального рассмотрения, на результатах которого я остановлюсь ниже.

мысловое население как подсобный заработок, с другой — концентрацией численности горностая в указанных районах".

Исследования Башкирова и Григорьева (l. c.) для Татарской АССР и В. Н. Троицкого (1930) для Западной Сибири показывают, что в названных районах не используются имеющиеся промысловые возможности. Охотятся на горностая с ружьем и собакой и при помощи самоловов в свободное время.

Все сказанное выше, повидимому, и обусловливает сходный процент смертности и выживания горностая для Татарской АССР и Западной Сибири. Естественно, что и продолжительность жизни у горностая в названных районах одинакова.

Что касается возрастного состава популяции горностая на острове Большой Шантар, то исследованный материал дает возрастную кривую иного характера, резко отличную от описанных кривых для Татарской АССР и Западной Сибири. Сопоставление этих кривых и данных табл. 2 показывает более высокий коэфициент смертности и меньший предельный возраст горностая на острове Большой Шантар. Если в материале из двух предыдущих районов имеется значительное количество особей, имеющих 6—7-летний возраст и старше, то среди черепов шантарского горностая не было ни одного экземпляра, который можно было бы определить более старым, чем 4 года.

Нам кажется, что причины этого отчасти кроются, как это установлено Н. П. Наумовым (l. c.) для белки, в различной интенсивности промысла изучаемого зверя. На острове Большой Шантар промысловая охота, повидимому, развита довольно интенсивно. Г. Д. Дулькейт (1929) говорит, что в 1920/21 г. 20 охотников якутов и тунгусов добыли 350—400 соболей, причем охотились только первую половину зимы, а остальное время искали берлоги, били белок, лисиц и выдр. Прекратили охоту по взаимному соглашению, оставив на острове около 40—50 соболей. При наличии интенсивного промысла с собакой и самоловами на ограниченной территории острова, производимого такими опытными охотниками, как якуты и тунгусы, создаются условия, когда каждый замеченный зверь добывается независимо от возраста, пропорционально численности возрастных групп, составляющих популяцию. Здесь качественный отбор, действующий при факторах, обусловливающих естественную смертность, не имеет большого значения. Это, по Н. П. Наумову (l. c.), уменьшает шансы доживания зверя до старости „и биологическая продолжительность жизни сокращается на 2—3 года". В связи с этим заслуживает быть отмеченным, что В. И. Мейснер (1933) в „Промысловой ихтиологии" констатирует понижение предельных возрастов у рыб при усилении промысла.

При явно меньшей интенсивности промысла в Западной Сибири и Татарской АССР, как отмечено выше, продолжительность жизни горностая увеличивается и отдельные особи достигают глубокой старости, когда они должны гибнуть от недоедания, вследствие полного разрушения зубного аппарата. В литературе нет данных, указывающих на продолжительность жизни горностая в условиях естественной свободы зверя. Но, судя по тому, что С. А. Северцов (1930) установил продолжительность жизни, зависящую от скорости роста и наступления половозрелости, для лесной куницы в 8—9 лет, для горностая мы можем принять срок продолжительности жизни 7—8 лет. Если это так, то в условиях слабо развитого промысла продолжительность жизни горностая приближается к своему биологическому пределу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование возрастного состава популяций горностая дает нам возможность выявлять состояние урожая и определять степень воздействия промысла на стадо этого вида. Данные возрастного анализа состава популяций горностая могут быть индикаторами состояния популяции изучаемого зверя.

1. Отсутствие резких изменений в процентом соотношении возрастных групп в пробе из популяций в определенном районе в определенные сроки при сходных внешних условиях за ряд лет будет показателем в меру интенсивного стабильного промысла, Количественные колебания заготовок будут обусловливаться лишь колебаниями численности зверя, зависящими от иных причин.

2. Увеличение в течение ряда лет в процентом отношении животных старших возрастов и повышенный процент молодых в популяции к концу текущего промыслового сезона могут быть показателем недопромысла зверя.

3. При относительно стабильном состоянии или снижении количества заготовок в течение ряда лет, преобладании в структуре популяций молодых и сильном сокращении старших возрастных групп или выпадении их из добычи (остров Большой Шантар) мы можем говорить о перепромысле зверя. В этом случае интенсивность промысла была слишком высокой.

4. Резкое изменение процентного соотношения возрастных групп за счет сильного сокращения особей первого года при стабильном, или менее интенсивном, чем в предшествовавшие годы, промысле будет индикатором пониженного размножения или массовой гибели молодняка от тех или иных внешних причин.

5. Пока мы еще не имеем возможности дать точно установленных числовых критериев, показывающих, какое именно процентное соотношение прибылых к взрослым должно сигнализировать о состоянии урожая и неблагополучии в промысле. Для решения этой задачи необходимы систематические наблюдения над изучаемым объектом в течение ряда лет в одном районе или, что лучше, одновременно в нескольких районах.

6. Наиболее слабым местом в работах по методике определения возраста промысловых зверей является отсутствие прямых данных для оценки степени достоверности возрастной шкалы. При развертывании дальнейших исследований в этом направленни представляется совершенно необходимым производство кольцевания детенышей горностая в каком-либо районе и тщательные наблюдения над окольцованной популяцией. Это позволит в дальнейшем уточнить возрастную шкалу, с одной стороны, и изучить миграцию зверя и определить причины, ее вызывающие,—с другой. Наиболее подходящим районом для производства указанных работ, на мой взгляд, может быть район низовий Камы в Татарской АССР. В период половодья там можно при сравнительно некрупных затратах лучше, чем где-либо, организовать кольцевание горностая и вести дальнейшие наблюдения над окольцованной популяцией зверя силами Волжско-Камской зональной биостанции.

METHODS OF DETERMINING THE AGE AND AN ANALYSIS OF THE AGE COMPOSITION OF ERMINE POPULATIONS (MUSTELA ERMINEA L.)

by S. U. Stroganov

Summary

The cattle-breeding practice shows that teeth are the principal index of the mammal's age. An investigation into the growth and intensity of the wearing out of teeth in the ermine (Mustela erminea L.) allowed the author to work out methods for determining the age of that animal. A synthetic table for ascertaining the ermine age according to teeth has been made up. (see Russian text).

The age composition of ermine populations from the Tartar ASSR (for a number of years), western Siberia and the isle of Big Shantar has been investigated. The results of the investigation and comparison are illustrated by means of numerical tables as well as graphically.

The data obtained from an analysis of the composition of ermine populations may serve to indicate the state of the above animal population in the following way:

1. The absence of abrupt changes in the percentage of age groups in a sample from the population of a certain region, during definite periods of time, the external conditions being equal for a number of years, will show a sufficiently intensive stable trade, the quantitative fluctuations of whose supplies are only due to variations in the animal numbers, depending on other causes.

2. The percentage growth of age groups, consisting of older ages, and the increased percent of young in the population by the end of the present year trade season may indicate a deficiency of the animal trade.

3. When a stable condition or decrease in the number of fur supplies is to be observed for several years, then a predominance of the young in the population structure, as well as a great reduction of older age groups or their falling out of the catch (the isle of Big Shantar) will make it possible to state an overtrade of the animal. In this case the trade intensity would exceed the limits of an economically rational exploitation of the animal supplies.

4. A sharp change in the percentage of age groups at the expense of a great reduction of the first year individuals alongside with a stable trade or, as compared to the previous years, with a less intensive one, will indicate a decreased reproduction or a mass death of the young owing to some external causes.

5. As yet it has not been possible to give any exact numerical criteria showing what percentage of half-grown ermines among the adult ones is to signalize a scarcity of productivity and an unsatisfactory state of trade. In solving this problem it proves to be necessary to carry out systematic observations of the animal studied in one, or even better, in several regions simultaneously for a number of years.

6. The weakest point in the work on methods for determining the age of furbearers is the lack of direct experimental data for the estimation of the degree of the age scale correctness. While developing further investigations in this direction it will be necessary to perform the ringing of the ermine whelps in one of the regions and to observe carefully the ringed population. This will permit in the future to make the age scale more precise and at the same time to study the migration of the animal, as well as its causes.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

О ВЛИЯНИИ УРОЖАЯ КОРМА НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИИ БЕЛКИ (SCIURUS VULGARIS L.)

К. А. Кошко и П. С. Лисицин

Материалом для этой работы послужили наблюдения над размножением, распределением и кочевками белки (Sciurus vulgaris L.), произведенные в период сентябрь—декабрь 1935 г. в Березовском районе Омской области и Гаринском районе Свердловской области. В конце срока наблюдений (в декабре) в обоих районах был собран 251 череп белки из числа добывавшихся в это время охотниками. Анализ возрастного состава проб, подтвержденный непосредственными наблюдениями, дал картину ненормального состояния популяции белки. Выяснение причин этой ненормальности и составляет основную цель работы.

Исследования производились в Шухтунгорской ПОС[1] площадью в 30 000 км², находящейся в Березовском районе между верховьями рек Конды и Сосьвы (60—62° сев. шир.) и в Верхне-Пелымской ПОС площадью 1 500 000 км², в Гаринском районе (верхнее и нижнее течение р. Пелым притока р. Тавды). По климатическим условиям и характеру растительности, а следовательно, и по условиям существования белки в основном ПОС являются сходными. Большая часть территорий занята смешанными сосново-еловыми и елово-кедровыми с сосной лесами. Другие типы насаждений встречаются реже. По породам на первом месте стоит сосна, затем ель и кедр. Пихта и лиственные породы встречаются редко.

Пробы черепов в указанных районах были взяты в течение декабря. Определение возрастного состава по методике Н. П. Наумова и И. Д. Кириса дает следующие результаты (точность определения возраста любезно проверена Н. П. Наумовым)[2].

Возрастной состав популяции белки. Березовский район. Проба № 1

Год рождения	1935	1934	1933	1932	1931	1930	Итого
	до года	годовики	двухлетки	трехлетки	четырехлетки	пятилетки	
Самцы	8	31	23	10	1	—	73
Самки	10	19	18	8	1	2	58
Итого	18	50	41	18	2	2	131
В %	13,8	38,1	31,3	13,8	1,5	1,5	10[illegible]

[1] Производственно-охотничья станция.

[2] Наумов Н. П., Определение возраста белки, Ученые записки МГУ, вып. [illegible], 1932.

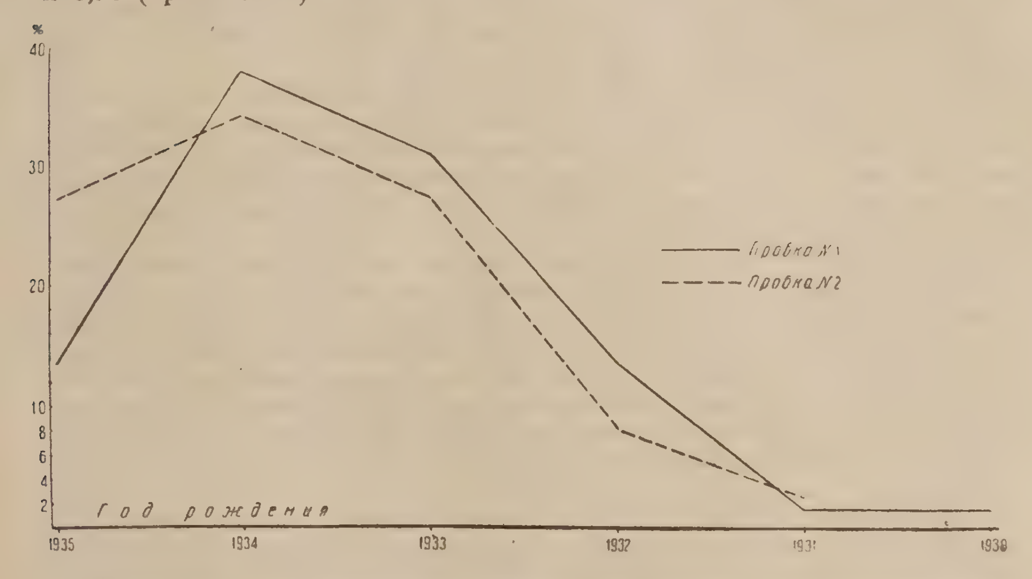
На пару взрослых—0,32 молодых (до года)
Соотношение полов: 1,25 самки на 1 самца

Гаринский район				Проба № 2			
Самцы	24	23	16	7	2	—	72
Самки	9	18	17	3	1	—	48
Итого	33	41	33	10	3	—	120
В %	27,5	34,4	27,5	8,16	2,5	—	100

На пару взрослых—0,76 молодняка до 1 года.

Соотношение полов: 1,5 самки на 1 самца.

В приведенных таблицах бросается в глаза резко пониженный процент молодых по сравнению со взрослыми (13,8 на 86,2% в пробе № 1 и 27,5 на 72,5% в пробе № 2). Вместо обычных в пробах 5—6 молодых на пару взрослых приходится лишь 0,32 (проба № 1) и 0,76 (проба № 2).



Причиной ненормальности кривой по нашим наблюдениям является состояние кормовой базы.

Урожаи основных кормов за последние годы были следующими:

1932 г.— неурожай семян хвойных
1933 г.— хороший урожай ели и кедра
1934 г.— небольшой урожай сосны, местами незначительный— кедра
1935 г.— полный неурожай кормов

Соответственно состоянию кормовой базы, как и следует по схеме А. Формозова[1], имеем следующую картину заготовок и суточной добычи.

Заготорганизация	1933			1934			1935		
	заготовлено	Дневная добыча 1 охотника		заготовлено	Дневная добыча 1 охотника		заготовлено	Дневная добыча 1 охотника	
		сред.	высш.		сред.	высш.		сред.	высш.
Верхне-Пелымский ПОС	—	—	—	—	—	40	8 852	8—9	27
Березовская райзаготконтора	9 636	—	—	17 582	20	35	8 700	6—7	15

[1] Формозов А. Н., Основные вопросы экологии белки, Сб. „Экология белки", 193.

Таким образом, констатируем падение заготовок вдвое, а среднесуточной и высшей добычи в 2—3 раза. Интенсивность промысла и нагрузка угодий в 1934 и 1935 гг. нами установлены, как постоянные. Неурожай корма отразился на размножении белки в 1935 г., и по наблюдениям промышленников оно было подавлено. Отмечено наличие лишь одного небольшого выводка и полное отсутствие обычного для тех районов второго выводка. На отсутствие его также указывают результаты личных охот, так как явно молодых белок в добыче не попадалось. Не попадались они и промышленникам. Наконец, отсутствие второго помета, могущего быть в условиях 60—64° сев. шир. не раньше начала августа, подтверждается и обеими пробами черепов, в которых белок с молочными зубами или не отросшими зубными рядами не попалось ни одной. Все черепа принадлежали зверькам старше 5 месяцев, на что указывает значительная стертость наружных и поперечных гребней зубного ряда и заметная подшлифовка внутренних гребневидных вершин на M_1 и M_2 даже у самых молодых белок рождения 1935 г.

Полный неурожай кормов 1935 г. вынудил белку питаться в основном несвойственными ей кормами, или „кормами поневоле". Просмотрев 142 желудка белки декабрьских сборов, мы обнаружили во всех древесный гриб, составляющий около 80% содержимого желудка. В незначительном количестве встречался кедровый орех, почка ели и пихты.

Питание белки в период течки и размножения тоже, повидимому, было весьма скудным. Упитанность 5 600 белок, принятых ПОС в октябре—ноябре, по качеству мездры ответственным приемщиком Шухтунгорского ПОС т. Кеушкиным определялась ниже упитанности 1934 г. Упитанность добытых и просмотренных нами белок (всего около 500) также значительно ниже по сравнению с прошлым годом и дает, примерно, следующую картину: 15% очень плохо упитанных, 60% плохо упитанных, 20% нормально упитанных и 5% жирных.

Линька белки в нынешнем году была ранней. К началу промысла (20 октября) белка была полностью выходная. В прошлом 1934 г. она вышла позже на 8 –12 дней. Промысел соответственно начат был 28 октября, а в отдельных участках ПОС лишь 2 октября. Объяснение сдвига сроков линьки к лету, повидимому, следует видеть в рано закончившемся размножении, когда отсутствовали молодые II выводка и линька самок, не задержанная длительным размножением, протекала одновременно с линькой самцов.

Отсутствие кормов в 1935 г. заставило белку мигрировать. Началась миграция с июня, о чем единоглáсно говорит масса опрошенных охотников. Белку ежедневно видели в деревнях, идущую по улицам, по крышам, переплывающую озера и реки и т. д. Много зверьков погибло при переправах через реки и озера, сильно заросшие кувшинкой, хвощом, осокой, из-за чего белка не всегда выбиралась на противоположный берег. В реках и озерах находили тушки павших белок. Отстреленные в сентябре несколько белок оказались с сильно стертыми подошвами лапок, что также говорит о миграции. Констатировала миграцию белки также и Свердловская зональная станция.

На основании опросов охотников и вообще населения пути и ход миграции устанавливаются, примерно, следующие:

Гаринский район. Сперва белка как бы металась по району в поисках корма, шла почти по всем направлениям, затем пошла на восток.

Березовский район. Основным направлением миграции после периода метания по району явилось движение белки на восток за р. Обь. Белка шла до самого ледостава, переплывая реки даже при морозах и сильных ветрах. Так, 18 октября охотник Михаил Ямзин из дер. Шеркалы видел трех белок, переплывающих Обь на восток, при температуре —18° и ветре. В тот же день двух переплывающих белок видел и другой охотник.

Промысел 1935 г. не дает резкой картины вымирания белки или ее ухода, что следует объяснить тем, что нагрузка угодий недостаточна. Количество белки, оставшейся к промыслу, значительно, а миграция к 20 октября в основном прекратилась. Так, добыча студента Долгорукова в октябре—ноябре дает следующую картину:

20.X— 6	1.XI— 2	13.XI—14
21.X— 7	3.XI—14	14.XI—12
22.X— 9	4 XI—18	15.XI— 9
26.X— 2	5.XI— 9	23.XI— 4
27.X—12	6.XI—16	24.XI—13
28.X— 6	8.XI— 7	25.XI— 2
29.X—15	11.XI— 6	26.XI—11
30.X—10	12.XI— 4	29.XI— 5
31.X— 6		

Дневная добыча промышленников тоже не дает долгое время заметного снижения. Падение наступает лишь в декабре и обусловлено толстым снеговым покровом, затруднением работы собак и наступлением морозов до —40°. Несмотря на отсутствие заметного падения численности белок в промысловый сезон 1935/36 г., летом 1935 г. имело место сильное вымирание молодняка, из-за чего активность белки сильно снизилась.

Разбирая отдельные (по годам) отрезки возрастной кривой, мы видим, что наиболее благоприятный для размножения белки год вслед за урожаем кормов (1933/34 г.) дал и наибольший урожай белки.

Вычисляя коэфициент смертности K и переживаемость (методика вычисления взята у Баранова И.)[1] по формулам: $K = \frac{\lg n_1 - \lg n_2}{(t_2 - t_1)\,0{,}434}$ и $\lg \varphi = -k \cdot 0{,}434$, получаем следующую картину (φ выражено в процентах):

Проба	1933/34 г.		1932/33 г.		1931/32 г.		1930/31 г.	
	K	φ	K	φ	K	φ	K	φ
№ 1 Березовский район . . .	0,198	82,05	0,823	43,79	—	—	1,716	598
№ 2 Гаринский район	0,217	80, 5	1,194	30,32	1,204	30,12	0,653	52,07

Из таблицы мы видим, что коэфициент смертности K для благоприятного вследствие урожая кормов 1933 и 1934 гг. значительно снижается по сравнению с годами неурожаев кормов 1932 и 1933 гг. и 1930 и 1932 гг. (0,198 и 0,82; 0,217 и 1,194) соответственно повышается переживаемость белки. Если неурожайный по кормам 1932/33 г. дает φ, равное 43,79 и 30,32%, то в урожайный 1933/34 г. φ равно 82,05 и 80,5%. В урожайный год, таким образом, переживаемость белки повышается в 2—2½ раза. Некоторое несовпадение K и φ в 1932/33 г. по пробе № 1 и пробе № 2, повидимому, объясняется тем, что состояние кормовой базы в Березовском районе в 1932 г. было

[1] Баранов И., Биологические основания рыбного хозяйства, Труды МСХИ, 1918.

несколько лучше, чем в Гаринском. Вдвое большее количество молодых на пару взрослых в Гаринском районе объясняется тем, что там несколько больше кедра, чем в Березовском районе, и остатки его урожая 1934 г. поддержали молодняк.

Подводя итоги работы, получаем общую картину динамики популяции белки в следующем виде: урожай корма 1933/34 г. вызвал соответствующую вспышку размножения в 1934 г. В этот год белка была хорошо упитана и дала два больших помета. Переживаемость молодняка по тем же причинам сильно возросла, и численность зверьков увеличилась. В 1935 г. большая популяция белки попала в условия полного неурожая кормов. Белка имела плохую упитанность и дала лишь один небольшой помет. Отсутствие кормов в 1935 г. вызвало миграции и резкое повышение смертности, легшее в основном всей своей тяжестью на молодняк вследствие его меньшей приспособляемости к борьбе за существование по сравнению со взрослыми. В результате процент молодых в промысловой добыче 1935/36 г. был ненормально и исключительно низким.

ON THE INFLUENCE OF FOOD CROP ON THE DYNAMICS OF THE SQUIRREL POPULATION

by K. A. Koshko and P. S. Lissitzin

Summary

The writers have investigated 251 skulls of Sciurus vulgaris L. collected in the northern Ural and Western Siberia, i. e., in two adjacent regions. It has been established that the percentage of squirrels born that year constituted but 13.8% (in Western Siberia) and 27.5% (in the Ural).

Such a low percentage of young squirrels is to be explained by a decrease in propagation (the above mentioned animals having produced offspring only once instead of twice) as well as by a higher rate of mortality. Scarcity of food inducing an increased migration, may be considered as the cause of both those phenomena.

An analysis of the age composition showed a rise of survival to take place during years of abundant food crops, while a considerable decline in the population numbers was observed in the years of famine. By applying the formula of mortality $K = \frac{\lg n_1 - \lg n_2}{(t_2 - t_1)\,0.434}$ together with that of survival $\log \varphi = - K \cdot 0{,}434$, the writers have calculated that in the course of favourable 1933—1934 year the survival φ reached 82.05% and 80.5%, while in the year 1932—1933, when food was lacking, it dropped as low as 43.8% and even 30.3%.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

КРОВНОЕ РОДСТВО ГОРНЫХ И РАВНИННЫХ ФОРМ ЛЕСНОЙ МЫШИ (APODEMUS SYLVATICUS) И ДРУГИХ БЛИЗКИХ ВИДОВ МЫШЕЙ

В. В. Аврех и Н. И. Калабухов

Из Института микробиологии НКПроса и Института зоологии МГУ

1. Введение

При изучении физиологических особенностей горных и равнинных лесных мышей, относящихся по морфологическим признакам к разным подвидам -предкавказскому—Apodemus sylvaticus ciscaucasicus (горные с высоты 1 500—1 800 м) и московскому—A. s. mosquensis (равнинные из окрестностей Москвы) у них были обнаружены отличия в содержании гемоглобина и эритроцитов (Калабухов, 1935). Последующие исследования показали, что столь же резкие отличия в этих показателях наблюдаются у лесных мышей, относящихся к одному и тому же подвиду (A. s. ciscaucasicus), но живущих на разной высоте. Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови горных мышей этого подвида (с высоты 1 500—1 800 м) было на 9—12% выше, чем у равнинных с высоты 300 м (Калабухов и Родионов, 1936).

Таким образом, было установлено, что мыши, относящиеся к предкавказскому подвиду, но распространенные в равнинной части Северного Кавказа, по физиологическим признакам стоят ближе к московским мышам, принадлежащим к другому подвиду, чем к горным представителям той же географической формы. В связи с этим возник вопрос о родственных отношениях между горными и равнинными мышами, относящимися к предкавказскому подвиду, и равнинными мышами московского подвида. Можно было предположить, что между этими формами существуют следующие отношения:

1. Горные и равнинные A. s. ciscaucaiscus относятся к одной группе, в то время как равнинные A. s. mosquensis составляют вторую, т. е. соответственно морфологическим признакам и географическому распространению.

2. Горные A. s. ciscaucasicus относятся к особой форме, в то время как равнинные A. s. ciscaucasicus и A. s. mosquensis составляют вместе другую группу, т. е. соответственно физиологическим признакам и распространению по вертикали.

3. Все три формы лесных мышей являются обособленными одна от другой.

Выяснение этого вопроса представляло интерес по целому ряду причин. В частности, установив родство, мы могли бы судить о том,

связаны ли изучаемые нами физиологические признаки с происхождением данной формы или они являются результатом воздействия внешних условий. Чтобы разрешить этот вопрос, мы применили методику определения кровного родства посредством реакции преципитации.

Эта методика, широко применимая в иммунологических исследованиях, неоднократно была использована при установлении родства между разными группами животных (см., например, у млекопитающих—Nutall, 1904, Boyden, 1926, 1934, Wolfe, 1935, для птиц—Irvin and Cole, 1936, Соколовская, 1936, для насекомых—Гершензон, Геронимус, Аврех, 1936). В частности, целый ряд работ был проведен с грызунами.

Так, например, Hicks and Little (1929, 1931), изучая кровное родство 4 подвидов домовой мыши (Mus musculus), установили, что эти формы принадлежат к двум серологическим группам. Первая включает типичную Mus musculus и обособленную в отдельный подвид, встречающуюся на Фарерских островах M. m. faroensis. Два других подвида—азиатская M. m. bactrianus и японская танцующая мышь—M. m. rotans,—неотличимые по реакции преципитации одна от другой, образуют другую серологическую группу. Точно так же Landsteiner (1931) установил, что два вида морских свинок (Cavia porcellus и C. rufescens) относятся к различным серологическим группам. При этом было установлено, что специфическими особенностями, вызывающими образование антител, обладает как сыворотка крови (Nutall, 1904, Boyden, 1926, 1934, Hicks and Little, 1931), так и отделенные от плазмы эритроциты (Irvin and Cole, 1936). Особенностью исследований всех этих авторов было то, что они изучали кровное родство животных, относящихся к различным видам или даже более крупным систематическим единицам, или формам полученных внутри одного вида путем искусственного отбора. Изучения кровного родства различных форм одного вида диких животных из разных районов его распространения никем не производилось до сих пор.

2. Материал и методика исследования

Исходя из методики, примененной другими авторами, работавшими с грызунами (например, Hicks, 1929, Hicks and Little, 1931, Landsteiner, 1931, Wolfe, 1933), мы производили иммунизацию кроликов сывороткой крови мышей. Для иммунизации употреблялась сыворотка крови лесных мышей из окрестности Москвы (равнинные, относящиеся к подвиду A. s. mosquensis Ogn.). Для каждой серии опытов иммунизировалось по 5 кроликов весом от 1 400 до 2 000 г. При первой иммунизации каждому из них внутривенозно вводилось 0,5 см³ разбавленной в 10 раз сыворотки, во второй раз через 3 дня, в третий раз (также через 3 дня) 0,75 и в четвертый раз 1 см³.

На 18-й день после начала иммунизации ставилась пробная реакция, а затем на 10—20-й день кролики обескровливались. Сыворотка кроликов добавлялась в разведенную сыворотку мышей из разных пунктов. Для сыворотки мышей применялись разведения в 100, 500, 750, 1 000, 3 000, 5 000, 7 500, 10 000, 15 000, 20 000, 25 000 раз. Чтение реакции производилось через 30 минут, 1 час и 24 часа, но в таблицы в нашей статье включены лишь данные для 30 минут за исключением случаев, особо оговоренных в тексте (табл. 4 и 5).

Всего было проведено 5 серий опытов по 5 кроликов в каждой, но вследствие гибели от шока и случайных причин сыворотка была получена всего от 17 кроликов.

3. Результаты исследований

В первой группе опытов мы попытались установить, отличаются ли серологически предкавказские мыши A. s. ciscaucasicus с высоты 1 500—1 800 м над уровнем моря от равнинных мышей, относящихся к московскому подвиду (A. s. mosquensis) из окрестностей Москвы. Для сравнения нами были взяты мыши из 2 пунктов в горном Кавказе; из окрестностей аула Учкулан того же района и из окрестностей аула Архыз Зеленчукского района, расположенные друг от

друга на расстоянии около 200 км. Результаты этих исследований сведены в табл. 1. В таблице приведены данные о чувствительности реакции для мышей, относящихся к разным формам, выраженные в наибольшем разведении (титре) сыворотки, давшем реакцию. Необходимо указать, что эта величина разведения сыворотки для одних и тех же мышей довольно сильно варьировала в опытах с сывороткой разных кроликов (табл. 1—6). Поэтому, чтобы сравнить результаты опытов с разными кроликами, мы принимали величину разведения сыворотки московских мышей для каждого из кроликов за 100% и выражали в процентах от этого разведения титр сыворотки, при котором происходила реакция для других мышей, исследованных

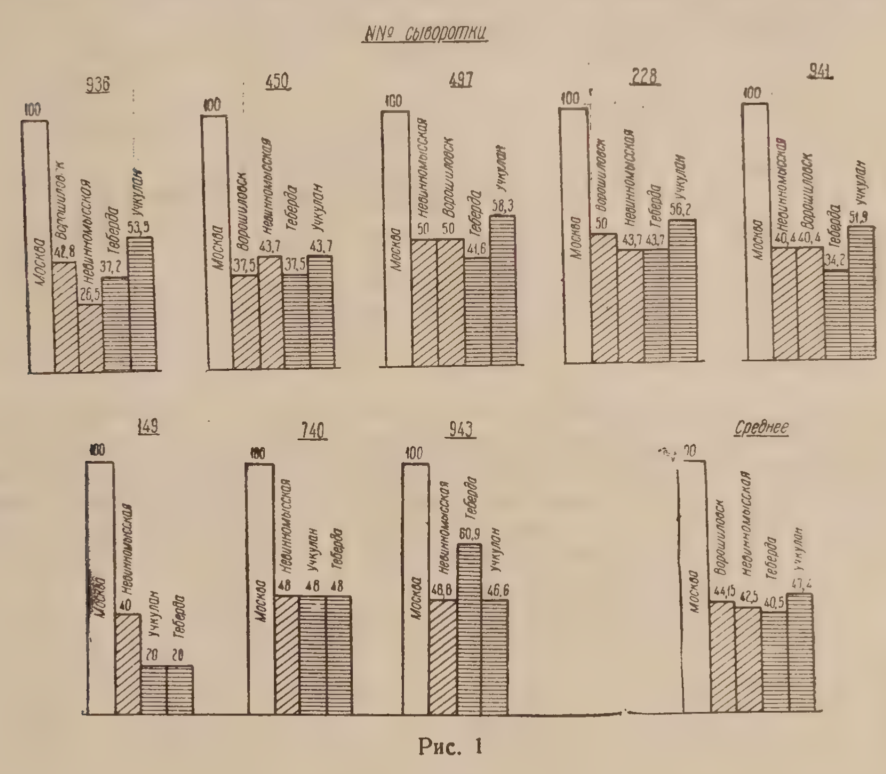


Рис. 1

в опыте с этим же кроликом. Каждая цифра в таблице соответствует результату, полученному с сывороткой одной мыши; в опытах с кроликами №№ 34, 47 и 48 мы брали по 2 экземпляра A. s. mosquensis из окрестностей Москвы и по 1 A. s. ciscaucasicus из двух пунктов (Учкулан и Архыз). В опытах с сыворотками кроликов №№ 47а и 55 сравнивались по 1 экземпляру мышей из окрестностей Москвы и Учкулана.

Данные табл. 1 говорят о том, что горные A. s. ciscaucasicus и равнинные A. s. mosquensis из окрестностей Москвы относятся к совершенно различным серологическим группам. Во всех случаях, несмотря на вариацию титра сывороток кроликов с сывороткой московских мышей (от 1 : 5 000 до 1 : 25 000) чувствительность реакции с сывороткой горных A. s. ciscaucasicus составляет от 20 до 50% титра с московскими, или в среднем 33,08%.

Следующие опыты были произведены с целью установить, к какой из этих двух серологических групп относятся равнинные A. s. ciscaucasicus. Для реакции была взята сыворотка равнинных A. s. cis-

Таблица 1

№ кролика № of rabbits	Apodemus sylvaticus mosquensis Ogn. Москва Moscow		Apodemus sylvaticus ciscaucasicus Ogn. С высоты 1 500—1 800 м (горный Кавказ) montain Caucasus — из окрестностей Учкулана Uchkulan		Из окрестностей Архыза Arkhys	
	титр Antigen dilution	в % in percent	титр Antigen dilution	в % in inpercent	титр Antigen lution	в % in percent
34	1 : 20 000	100				
	1 : 20 000	100	1 : 5 000	25,0	1 : 5 000	25,0
47	1 : 15 000	100				
	1 : 15 000	100	1 : 5 000	33,3	1 : 5 000	33,3
48	1 : 25 000	100				
	1 : 25 000	100	1 : 10 000	10,0	1 : 7 500	30,0
47-а	1 : 1 000	100	1 : 5 000	50,0	—	—
59	1 : 5 000	100	1 : 1 000	20,0	—	—
Среднее Mean . . .		100		33,6		29,4

caucasicus из двух пунктов—из окрестностей ст. Невиномысской (высота 300 м ниже уровня моря), откуда был взят материал для предыдущих исследований (см. Калабухов и Родионов, 1936) и г. Ворошиловска (б. Ставрополь) (высота 575 м ниже уровня моря). Оба эти пункта расположены у подножья Кавказского хребта и находятся всего на расстоянии 200—300 км от пунктов, из которых мы брали горных зверьков.

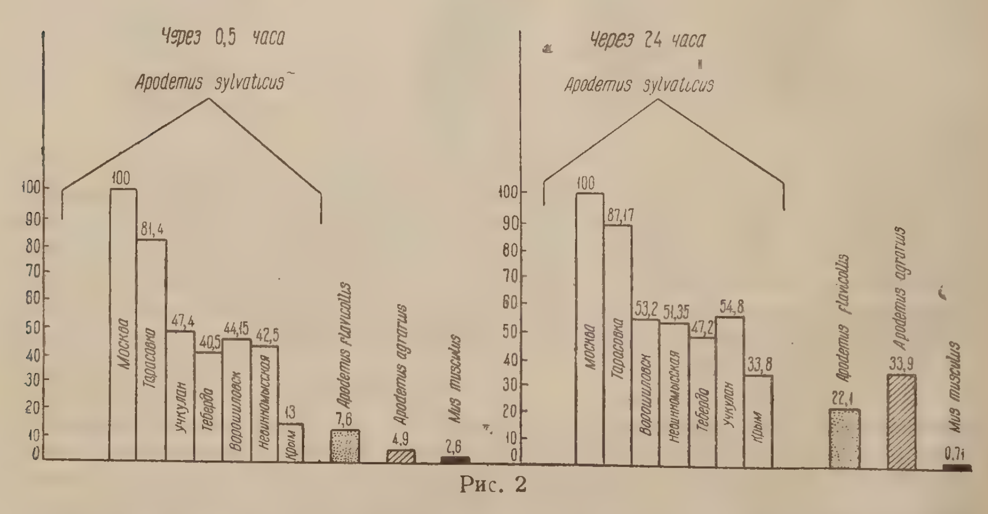


Рис. 2

Для сравнения одновременно ставилась реакция с сывороткой A. s. mosquensis из окрестностей Москвы и с сыворотками горных мышей из окрестностей Учкулана (высота 1 500 м) и Теберды (высота 1 400 м).

Полученные данные сведены в табл. 2 и на рис. 1.

Таблица 2

№ кролика № of rabbits	Apodemus sylvaticus mosquensis Ogn. Москва Moscow титр Dilution	 в % in percent	Равнинные A. s. ciscaucasicus Ogn. plain A. s. ciscaucasicus Ogn. Ворошиловск Voroshilovsk титр Dilution	 в % in percent	 Невинномысская Nevinnomysskaja титр Dilution	 в % in percent	Горные A. s. ciscaucasicus Ogn. mountain A. s. ciscaucasicus Ogn. Теберда Teberda титр Dilution	 в % in percent	 Учкулан Utchkulan титр Dilution	 в % in percent
149	1:5 000	100,0	—	—	1:3 000	60,0	1:1 000	20,0	1:1 000	20,0
	1:5 000				1:1 000	20,0	1;1 000	20,0	1:1 000	20,0
740	1:7 500	100,0	—	—	1:5 000	80,0	1:3 000	48,0	1:1 000	16,0
	1:5 000				1:1 000	16,0	1:5 000	48,0	1:5 000	80,0
943	1:10 000	100,0	—	—	1:5 000	57,2	1:1 000	36,2	1:1 000	36,2
	1:7 500				1:1 000	36,2	1:7 500	85,6	1:5 000	57,1
936	1:25 000	100,0	1:10 000	42,8	1:5 000	21,4	1:10 000	42,8	1:15 000	64,2
	1:25 000		—	—	—	—	—	—	—	—
	1:20 000		1:10 000	42,8	1:7 500	31,6	1:7 500	31,6	1:10 000	42,8
450	1:25 000	100,0	1:7 500	37,5	1:7 500	37,5	1:7 500	37,5	1:10 000	50,0
	1:20 000		—	—	—	—	—	—	—	—
	1:15 000		1;7 500	37,5	1:10 000	50,0	1:7 500	37,5	1:7 500	37,5
497	1;15 000	100,0	1:7 500	50,0	1:7 500	50,0	1:7 500	50,0	1:10 000	66,6
	1;15 000		—	—	—	—	—	—	—	—
	1:15 000		1:7 500	50,0	1:7 500	50,0	1:5 000	33,3	1:7 500	50,0
228	1:25 000	100,0	1:10 000	50,0	1:7 500	37,5	1:7 500	37,5	1:15 000	75,0
	1:20 000		—	—	—	—	—	—	—	—
	1:15 000		1:10 000	50,0	1:10 000	50,0	1:10 000	50,0	1:7 500	37,5
941	1:25 000	100,0	1:7 500	34,7	1:7 500	34,7	1:7 500	34,7	1:15 000	69,2
	1:25 000		—	—	—	—	—	—	—	—
	1;15 000		1:10 000	46,2	1:10 000	46,2	1:7 500	34,7	1:7 500	34,7
Среднее для кроликов № 936—941 Mean for the rabbits № 936—941		100,0	От 34,7 до 50,0	44,15	От 21,4 до 50,0	40,89	От 31,6 до 50,0	38,96	От 34,7 до 75,0	52,75
Среднее для всех Mean for all tests		100,0	От 34,7 до 50,0	44,15	От 16,0 до 80,0	42,5	От 20 до 85,6	40,5	От 16,0 до 80,0	47,4

Таблица 3

Вид Species	Apodemus sylvaticus L.					A. flavicollis Mech		A. agrarius Pall.		Mus musculus L.	
№ кролика № of rabbits	A. s. mosquensis Ogn. Москва Moscow Титр в % Antigen dilution in percent	A. s. subspecies? Тарасовский район Азово-Черноморского края Tarasovka		A. s. baessleri Dahl Крым — Crimea		Крым — Crimea		Ст. Невиномысская Северокавказского края Nevinnomysskaja		Москва — Moscow	
		титр Dilution	в % in percent	титр Dilution	в % in percent	титр Dilution	в % in percent	титр Dilution	в % in percent	титр Dilution	в % in percent
149	100,0	1:3 000 1:3 000	60,0 60,0	— —	— —	—	—	1:500	10,0	1:500	10,0
740	100,0	1:5 000 1:5 000	80,0 80,0	— —	— —	—	—	1:1 000	16,0	1:500	8,0
943	100,0	1:7 500 1:5 000	85,6 57,2	— —	— —	—	—	1:1 000	11,4	<1:200	<1,4
936	100,0	1:15 000 1:20 000	64,4 85,6	<1:1 000 1:5 000	<4,3 21,5	1:5 000	21,5	1:100	0,4	<1:100	<0,4
450	100,0	1:20 000 1:15 000	100,0 75,0	<1:1 000 <1:1 000	<5,0 <5,0	1:1 000	5,0	1:100	0,5	<1:100	<0,5
497	100,0	1:15 000 1:25 000	100,0 166,0	<1:1 000 1:1 000	<6,6 6,6	1:1 000	6,6	1:100	0,6	<1:100	<0,6
228	100,0	1:15 000 1:15 000	75,0 75,0	<1:1 000 1:7 500	<5,0 37,5	<1:1 000	<5,0	1:100	0,5	<1:100	<0,5
241	100,0	1:15 000 1:15 000	69,3 69,3	1:5 000 1:5 000	23,3 23,3	<1:1 000	<4,6	<1:100	<0,4	<1:100	<0,4
Среднее для кроликов №№ 936, 450, 497, 228, 941 Mean for the rabbits № 936—941	100,0	87,96	—	13,1		—	7,6	—	0,5	—	0,4
Среднее для всех Mean for all tests	100,0	81,4	—	13,1		—	7,6	—	4,9	—	2,6

Так как в отличие от данных, приведенных в табл. 1, чувствительность реакции сыворотки каждого из кроликов с разными московскими мышами была различной, мы вычисляли среднюю высоту титра для них, а уже затем выражали титр сыворотки отдельных A. s. ciscaucasicus в процентах к этой средней.

Данные этой таблицы позволяют утверждать, что горные и равнинные A. s. ciscaucasicus относятся к одной и той же серологической группе. Несмотря на вариации в результатах опытов для разных кроликов и разных мышей, мы получили весьма близкие средние величины: 42,95% для равнинных форм и 43,85% для горных A. s. ciscaucasicus из всех пунктов.

Учитывая также результаты, полученные для горных A. s. ciscaucasicus на основе первых исследований (см. табл. 1), в которых разница между A. s. mosquensis и A. s. ciscaucasicus была еще более значительна, мы можем предположить, что некоторые отличия между горными и равнинными формами предкавказских мышей все же существуют, но во всяком случае эта разница совершенно незначительна, в то время как степень отличия этих форм от A. s. mosquensis составляет 52,6—59,5% для мышей из 4 изученных нами пунктов (табл. 2).

Говоря об индивидуальной вариации, отмеченной для отдельных мышей, необходимо остановиться также на факте наблюдавшегося повышения специфической чувствительности сывороток крови горных мышей при длительном содержании их в неволе. Так, например, мыши из Учкулана, пойманные в горах в сентябре 1935 г., давали в феврале—марте 1936 г. (табл. 1) индивидуальную вариацию от 20 до 50%, в среднем 33,6%, в то время как в опытах, проведенных в конце июля 1936 г., эта величина повышалась до 38,2% (опыты с кроликами №№ 149, 740 и 943, см. табл. 2). Наконец, в октябре 1936 г. эти зверьки давали чувствительность реакции по сравнению с московскими от 34,7 до 75% (в среднем 52,75%, см. табл. 2). Это изменение наблюдалось также и у отдельных мышей, как, например, мышь № 149 (из окрестностей Учкулана) давала в июле чувствительность реакции в среднем 52,3% (от 20 до 80% для отдельных кроликов), в то время как в октябре этот показатель был равен в среднем 65% (от 50 до 75% для отдельных кроликов). Связано ли это изменение со старением зверьков или с влиянием содержания в условиях неволи, или, наконец, с действием других по сравнению с горными условий, в частности повышенного давления, мы не выяснили.

Если учитывать это обстоятельство, то можно принимать во внимание лишь результаты опытов с мышами из Ворошиловска, Невинномысской и Теберды, которые так же, как и московские, были пойманы всего за 1—2 месяца до постановки реакции (в июле—августе 1936 г.). В этих случаях отличие горных A. s. ciscaucasicus (Теберда) от равнинных (Ворошиловск и Невинномысская) чрезвычайно незначительно, составляя от 2 до 4% (см. табл. 2), в то время как их отличия от московских составляют от 55,85 до 59,5%.

4. Отличия по кровному родству между московскими и предкавказскими лесными мышами и другими формами лесных мышей и близких видов

Чтобы уточнить полученные данные о степени родства различных форм лесных мышей косвенным путем, мы провели одновременно исследование с некоторыми другими формами лесных мышей и близкими к ним видами мышевидных грызунов, кроме уже указанных выше:

1. Apodemus sylvaticus mosquensis Ogn. из окрестностей Москвы.

2. A. s. ciscaucasicus Ogn. из ряда горных и равнинных районов Северного Кавказа со следующими формами лесной мыши.

3. A. sylvaticus (mosquensis ?) из Тарасовского района Азово-Черноморского края (рис. 3).

4. A. sylvaticus (mosquensis?) из Цымлянского района Азово-Черноморского края, на берегу р. Дона (рис. 3).

5. A. sylvaticus subsp? из западной части Предкавказья (Кавказский государственный заповедник Азово-Черноморского края (рис. 3).

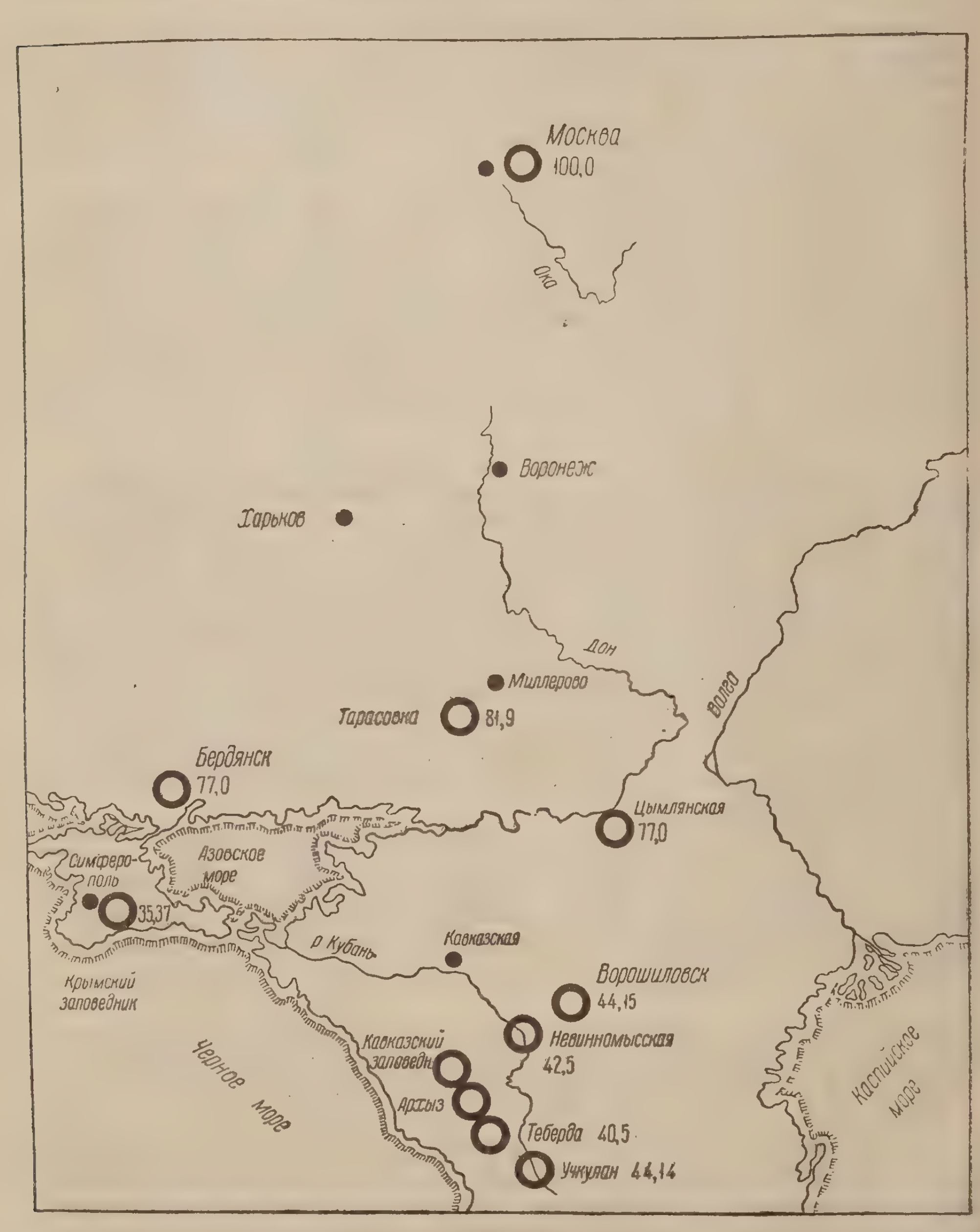


Рис. 3

6. A. sylvaticus subsp? из окрестностей г. Бердянска Южная Украина, северо-западный берег Азовского моря (см. карту, рис. 3).

7. A. s. baessleri Dahl из Крымского государственного заповедника (см. карту, рис. 3).

Из других близких мышей мы исследовали:

8. Желтогорных мышей—Apodemus flavicollis Melch (из Крымского государственного заповедника).

9. Полевых мышей—Apodemus agrarius Pall. (из окрестностей Невиномысской Северокавказского края) [1].

10. Домовых мышей—Mus musculuss L.—альбиносов (из Москвы).

В табл. 3 приведены результаты части из этих исследований. Необходимо лишь сделать оговорку, что материал по разным видам и формам неодинаков и реакция ставилась неодновременно. Поэтому мы в конце таблицы, кроме общих средних, приводим среднее для последней группы опытов с сыворотками №№ 936, 450, 497, 228 и 941, когда в нашем распоряжении были мыши почти всех изучаемых групп и когда титр сывороток был наиболее высок (от 1 : 15 000 до 1 : 25 000). Затем так как при примененных разведениях иногда сыворотка крови далеких форм не давала реакции, мы в таблице отмечаем этот результат значком „меньше"—<. При вычислении средних в этих случаях мы условно считали, что реакция получается при предыдущем меньшем разведении. Так, например, если при разведении 1 : 100 реакции не было, считали, что результат получился при разведении 1 : 75 и выражали эту величину в процентах по сравнению с московскими мышами. Точно так же необходимо указать, что в опыте с желтогорными мышами (Apodemus flavicollis) в отличие от всех других исследований, описанных в этой статье, употреблялась сыворотка не от отдельных мышей, а смесь от 3 экземпляров этого вида. Так как абсолютные величины титра сывороток для A. s. mosquensis из Московской области нами уже даны в табл. 2, здесь мы их не указываем.

Полученные результаты с несомненностью говорят о том, что и в этих случаях реакция преципитации прекрасно отражает степень родства между различными формами. Мыши из Тарасовского района Азово-Черноморского края (см. рис. 2) значительно меньше отличаются по этому признаку и стоят значительно ближе к московским, чем уже изученные ранее A. s. ciscaucasicus. Чувствительность реакции для мышей из Тарасовского района составляет в среднем 81,4% для всех опытов, или 87,96 для последней группы, в то время как для A. s. ciscaucasicus из разных пунктов эти величины колебались от 40,5 до 47,4% (см. табл. 2). Но несмотря на эту близость к московским мышам, зверьки из Тарасовского района все же отличаются от них в среднем на 18,6% (или 12% для последней реакции) хотя в отдельных случаях эта разница значительно меньше), а иногда чувствительность реакции их сыворотки одинакова с сывороткой московских (см. данные для кроликов №№ 450 и 497). Отношения между всеми этими формами изображены графически на рис 2. Четкие данные получены также о резком отличии от всех этих форм крымских A. sylvaticus, чувствительность реакции для которых составляет в среднем 13% и колеблется в отдельных случаях от 37,5 до 3—4%. Еще более далеко отстоит от всех A. sylvaticus близкий к ним вид A. flavicollis и, наконец, резко отличается от этих видов полевая мышь (A. agrarius) и домовая Mus musculus.

Так как в последней серии опытов, в которой мы имеем наиболее полный подбор зверьков разных подвидов и видов, примененные разведения сыворотки в некоторых случаях оказались недостаточны,

[1] Получение этих зверьков из различных районов Европейской части СССР удалось осуществить благодаря любезному содействию ряда лиц, взявших на себя труд поймать и доставить их в Москву. Этим лицам, а именно: Н. Б. Бируля, В. П. Бабенышеву, В. Г. Гептнеру, С. Н. Варшавскому, И. Г. Иофф, Т. Н. Дунаевой, В. В. Кучеруку, А. С. Рюмину и В. М. Родионову авторы выражают свою благодарность.

и через 30 минут после постановки реакции осадок еще не был получен, мы для уточнения этих данных учли также результаты чтения реакции через 24 часа.

Минимальные, максимальные и средние величины чувствительности реакции для разных форм мышей, изученные в этом случае мы приводим в табл. 4 и на рис. 2.

Таблица 4. Результат реакции преципитации с сыворотками кроликов №№ 936, 450, 497, 228 и 941 через 24 часа в процентах по отношению к Apodemus sylvaticus mosquensis Ogn. из Московской области

Вид	Apodemus sylvaticus L.							Apodemus flavicollis Melch.	Apodemus agrarius Pall.	Mus musculus L.
Подвид и район	A. s. mosquensis Ogn. Московская область	A. s. subsp? Тарасовский район	A. s. ciscaucasicus Ogn.				A. s. baessleri Dahl Крым	Крым	Северный Кавказ	Москва
			Ворошиловск	Невинномысская	Теберда	Учкулан				
Минимум	100,0	69,3	34,8	37,5	34,8	40,0	23,2	5,0	2,3	0,15
Максимум	100,0	136,5	92,5	100,0	80,0	75,0	46,3	34,8	5,0	2,00
Среднее	100,0	87,17	53,20	51,35	47,24	54,87	33,87	22,1	3,9	0,71

Эти данные также подтверждают выводы о степени родства между изученными формами, хотя и дают, естественно, несколько более высокие цифры, особенно для далеких форм (A. sylvaticus из Крыма и A. flavicollis Melch. Данные табл. 4 (см. также рис. 2) еще более подчеркивают близость желтогорных мышей к A. sylvaticus, в то время как результаты для полевых мышей Apodemus agrarius и Mus musculus говорят об их резком отличии от обоих этих видов.

В табл. 5 приведены результаты серии опытов, поставленных с целью выяснить кровное родство лесных мышей из района Бердянска, т. е. из зоны, переходной между Крымом и Тарасовским районом Азово-Черноморского края, и из Цымлянской, т. е. между Ворошиловском и Тарасовкой. В этих опытах была взята смесь сыворотки от 2 мышей из каждого пункта. Чтение реакции производилось через 1 час.

Таблица 5

№ кролика № of raabbits	A. s. mosquensis Ogn. Москва Moscow		A. s. subsp? Тарасовка Tarasovka		A. s. subsp? Цымлянская Tsymlanskaja		A. s. subsp? Бердянск Berdjansk		A. s. baessleri Dahl Крым Crimea	
	титр Dilution	в % in per-cent	титр Dilution	в % in per-cent	титр Dilution	в % in per-cent	титр Dilution	в % in per-cent	титр Dilution	в % in per-cent
117	1 : 15 000	100,0	1 : 15 000	100,0	1 : 10 000	66,6	1 : 10 000	66,6	1 : 1 000	6,6
746	1 : 10 000	100,0	1 : 10 000	100,0	1 : 7 500	75,0	1 : 7 500	75,0	1 : 5 000	50,0
666	1 : 15 000	100,0	1 : 10 000	66,6	1 : 15 000	100,0	1 : 10 000	66,6	1 : 1 000	66,6
142	1 : 15 000	100,0	1 : 10 000	66,6	1 : 10 000	66,6	1 : 15 000	100,0	1 : 5 000	33,3
Среднее Mean		100,0		83,3		77,0		77,0		39,0

Эти данные говорят о том, что мыши из окрестностей Бердянска более близки к зверькам из Тарасовского района, чем к крымским (83,3 и 77% против 39%). Сравнивая данные этой серии опытов с материалом табл. 4, мы получаем для общих в этих исследованиях форм сходные цифры: 87,17 и 83,3 для мышей из Тарасовки и 33,87 и 39 -для крымских. Поэтому мы можем сравнить полученные данные с материалом других серий опытов, сведенных в табл. 4. Это позволяет утверждать, что мыши из Цымлянской весьма близки к зверькам из Тарасовки (77 и 83,3) и далеко отстоят от A. s. ciscaucasicus из Ворошиловска и Невиномысской (77% вместо 51,35—53,20%). На рис. 4 эти отношения представлены графически.

Средние величины для каждого из пунктов, служившие для построения этого графика, вычислены на основании отдельных реакций всех серий опытов: для кавказских мышей -на основании данных табл. 1 и 2, для мышей из Тарасовского района - по табл. 3 и 5, для крымских (реакция сывороткой которых не дала результатов через 30 минут)—на основании табл. 4 и 5. Таким образом, для вычисления каждой средней служили данные: 21 отдельной реакции для Учкулана, 20 для Тарасовки, 16 — для Невиномысской и Теберды, 14— для Крымского заповедника, 10—для Ворошиловска и 4—для Бердянска и Цымлянской. Но так как в последнем опыте (табл. 5) для каждой из 4 реакций употреблялась сыворотка от двух мышей, то материал для Бердянска и Цымлянской соответствует 8 отдельным реакциям, материал из Тарасовки — 24 реакциям и из Крыма — 18.

Полученные средние нанесены также на карту (см. рис. 3).

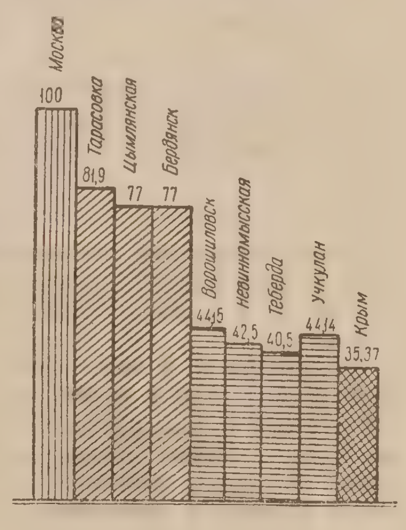


Рис. 4

Несколько особняком стоят полученные нами данные относительно родства лесных мышей (A. sylvaticus subsp?) из западной части Кавказского заповедника, не включенные в табл. 3, 4 и 5. В табл. 6 и 7 приведены результаты определения родственных отношений между этими мышами, горными A. s. ciscaucasicus Ogn., мышами из Тарасовского района и A. s. mosquensis Ogn.

Таблица 6

№ кролика	Москва		Кавказский заповедник		Архыз		Учкулан	
	титр	в %	титр	в %	титр	в %	титр	в %
34	1 : 20 000	100,0	1 : 15 000	75,0	1 : 5 000	25,0	1 : 5 000	25,0
47	1 : 15 000	100,0	1 : 15 000	100,0	1 : 5 000	33,3	1 : 5 000	33,3
48	1 : 25 000	100,0	1 : 20 000	80,0	1 : 10 000	40,0	1 : 7 500	30,0
Среднее		100,0		85,0		32,7		29,4

Данные этих таблиц говорят нам о том, что лесные мыши из Кавказского заповедника резко отличаются по кровному родству от мышей из других пунктов Центрального Кавказа и Предкавказья и более близки к мышам из Тарасовского и Цымлянского районов Азово-Черноморского края. Окончательное разрешение вопро-

Таблица 7

№ сыво-ротки	Тарасовка		Кавказский заповедник		Учкулан	
	титр	в %	титр	в %	титр	в %
34-а	1:7500	100,0	1:3000	40,0	1:3000	40,0
47-а	1:10000	100,0	1:7500	75,0	1:5000	50,0
48-а	1:500	100,0	1:5000	100,0	1:3000	60,0
Среднее		100,0		71,6		50,0

са о положении этой формы требует дополнительного исследования лесных мышей из ряда других пунктов Западного Предкавказья и Азово-Черноморского края.

5. Заключение

Остановимся на основных выводах, полученных в результате этих исследований. Прежде всего необходимо вернуться к вопросу о кровном родстве горных и равнинных Apodemus sylvaticus ciscaucasicus Ogn.

Убедившись в том, что горные и равнинные A. s. ciscaucasicus относятся к одной и той же серологической группе и сопоставив эти данные с результатами предыдущих исследований их физиологических отличий (Калабухов, 1935, Калабухов и Родионов, 1936), мы можем утверждать, что установленные ранее физиологические особенности горных и равнинных A. s. ciscaucasicus не связаны с различным происхождением этих форм. Эти отличия являются следствием других причин, в частности, повидимому, прямого или косвенного действия условий жизни в горах. Точно так же установленное сходство в изученных физиологических показателях для равнинных A. s. ciscaucasicus и A. s. mosquensis является результатом сходных условий существования, а не доказательством родства и одинакового происхождения этих форм. Таким образом, возвращаясь к схеме данной в начале статьи, мы можем утверждать, что родственные отношения между этими тремя формами соответствуют их разделению на два подвида по морфологическим признакам. Тем самым мы устанавливаем независимость изученных нами ранее физиологических признаков от родства или происхождения той или иной формы. а наоборот, тесную связь между этими признаками и условиями существования животных. Таким образом, особенности в составе и функции крови, установленные для горных форм и неизменяемые при переносе взрослых животных на равнину (Калабухов, 1935), являются новым признаком, возникшим в результате приспособления животных к условиям жизни в горах и отличающим их от родственной равнинной формы A. s. ciscaucasicus. Закреплены ли эти признаки наследственно или они являются результатом воздействия внешней среды на организм животных во время индивидуального развития, должны решить дальнейшие исследования.

Переходя к данным о кровном родстве других форм лесных мышей, мы можем сделать еще некоторые выводы. Примененная методика позволила установить родственные отношения нескольких других форм данного вида. На основании серологических реакций мы не только четко отделили предкавказских мышей от московских,

но установили также, что зверьки из Тарасовского и Цымлянского районов Азово-Черноморского края и окрестностей Бердянска составляют третью группу, хотя и близкую к московским, чем предкавказские, но все же отличную от них. Этот вывод заставляет обратить внимание на необходимость пересмотреть систематическое положение A. sylvaticus из северных районов Азово-Черноморского края и Южной Украины, которых маммологи относят к московскому подвиду—A. s. mosquensis Ogn. (см., например, Свириденко, 1936). Наконец, совершенно особняком стоят крымские лесные мыши (A. s. baessleri Dahl), резко отличные по реакции кровного родства от бердянских.

Произведенные исследования показали также, что желтогорлые мыши (Apodemus flavicollis) по кровному родству стоят значительно ближе к A. sylvaticus, чем к полевой мыши (A. agrarius), относящейся к тому же роду и к домовой мыши (Mus musculus).

Наши исследования являются лишь первой попыткой изучения родственных отношений экологических и географических форм внутри вида. До сих пор такого рода исследования касались преимущественно изучения родства различных видов и форм, относящихся к разным родам и семействам. Дальнейшее изучение подвидов и форм других видов животных из различных районов СССР представляет несомненный интерес. Таким путем можно было решить целый ряд спорных вопросов, и в частности установить родство близких по морфологическим признакам, но занимающих изолированные области распространения форм, как, например, горные и равнинные суслики (Citellus pygmaeus). Возможно, что по этим данным также удалось бы вскрыть историю происхождения фауны тех или иных районов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Boyden A., The precipitation reaction in the study of animal relationship. Biol Bull., vol. 50, № 2, p. 73, 1926.—2. Boyden A., Precipitation and phylogeny in animals Amer. Nat., vol. 68, № 719, p. 516, 1934.—3. Гершензон С. М., Геронимус Е. С. и Аврех В. В., Серологический анализ генотипов дрозофилы, Журн. микроб., эпид. и иммун., т. XVI, в. 5, стр. 763, 1936.—4. Hickс R., Blood relationship within the order Rodentia, Science, № 1781, p. 190, 1926.—5. Hicks R. and Little C.. The blood relationship of four strain of mice. Genetics, vol. 16, № 5, p. 397, 1931.—6. Holzer F. I., Ueber die serologische Differenzierung Zweiter Meerschweinchenarten. Zeitschr. f. Immunitätforsch., Bd. 84, H. 2/3, p. 170, 1935.—7. Irvin M. and Cole L., Immunogenetic studies of species and species hybrids in doves and separation of species-specific substance in the backcross, J. Exp. Zool., vol. 73, № 1, p. 85, 1936.—8. Irvin M., Cole L. and Gordon C., Immunogenetic studies of species-specific characters in backcross generation, J. Exp. Zool., vol. 73, № 2, p. 285, 1936.—9. Irvin M. and Cole L., Immunogenetic studies of species and of species hybrids from the cross of Columba livia and Streptopelia risoria, J. Exp. Zool., vol. 73, № 2, p. 309, 1936.—10. Калабухов Н. И., Физиологические особенности горных и равнинных подвидов лесной мыши (Apodemus sylvaticus), Докл. Академии наук, т. II, стр. 82, 1935.— 11. Калабухов Н. И. и Родионов В. М., Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови у равнинных и горных предкавказских лесных мышей (Apodemus sylvaticus ciscaucasicus) и изменение этих показателей при перемене места обитания, Бюлл. Моск. об-ва исп. прир. Отд Биол. TIXL. V, вып 1, стр. 229, 1936.—12. Landsteiner A., Serological tests with the blood of Cavia porcellus and Cavia rufescens. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., vol. 28, p. 981, 1931.—13. Соколовская И. И., Преципитиновая реакция в гибридизации. I. Исследование преципитиновой реакции у некоторых пластинчатоклювых (Lamellirostres), Изв. Академии наук, Отд. матем. и ест. наук, стр. 405—489, 1936.—14. Свириденко П. А., Лесные мыши Северного Кавказа и Предкавказья, Сборн. Научно-исследовательского института зоологии МГУ, № 3, стр. 96, 1936.—1 . Wolfe H. R., Factors which may modify precipitin tests in their applications to Zoology and medicine. Physiol. Zool., vol. VI, № 1, p. 55, 1933.

BLOOD RELATIONSHIP OF THE MOUNTAIN AND PLAIN WOOD MICE (APODEMUS SYLVATICUS) AND OF SOME OTHER MOUSE-LIKE RODENTS

by V. Avrech and N. Kalabuchov

Institutes of Microbiology and of Zoology, University of Moscow

1. Starting from the former investigations (see Kalabuchov, 1935; Kalabuchov and Rodionov, 1936) concerning differences in hemoglobin contents and erythrocyte counts in the blood of the mountain and plain forms of Caucasian wood mice (Apodemus sylvaticus ciscaucasicus Ogn.) an attempt is made to elucidate whether the plain and mountain forms of mice represent two different serological groups.

On the other hand, the similarities in blood characteristics of plain Apodemus sylvaticus ciscaucasicus and plain mice from Moscow region (A. s. mosquensis Ogn.) may mean that these forms belong to the same serological group. The analysis of these relationships must throw some light on the following question: are the studied physiological characteristics connected with the probable origin of these three forms or do they represent only a secondary adaptation to the action of altitude?

2. To solve this question blood relationship of three forms of wood mice were studied by means of the reaction of precepitation. The immunisation of the rabbits was conducted with the serum of the blood of Moscow mice (A. s. mosquensis). As antigen for the reaction serum of the blood of different forms of forest mice in dilution from 1:100 to 1:25 000 was used. Five series of experiments were conducted and total number of immunized rabbits was 17.

3. Our data enable us to conclude, that the plain and mountain mice from the different points of the Northern Caucasus belong to one serological group or, in other words, to one subspecies. If we express the reaction sensitivity for the rabbit serum with serum of Moscow mice (A. s. mosquensis) as 100 we obtain the following numbers for the reaction with other forms: Plain mice from Voroshilovsk—44.15 percent., Plain mice from Nevinnomyskaja—42.50, Mountain mice from Teberda—40.50, Mountain mice from Utshkulan—41.7 (See also tables 1, 2 and figures 1, 2, 3 and 4). These means that the formerly established difference in certain physiolo gical characteristics (hemoglobin-content and the number of red blood cells) is related to the altitude, and not to the differences in blood relationship of mice. On the other hand, the identity of the plain A. s. ciscaucasicus and A. s. mosquensis in regard to respiratory properties of the blood (hemoglobin and red blood cells) seems to depend upon the action of the same environmental conditions of existence, having no relation to their blood relationship.

4. The study of blood relationship of other forms of A. sylvaticus lead us to the conclusion that there are more than two geographical forms within this species. The mice from three localities between the Don-River, Asov-Sea and Crimea (see fig, 3) belongs to the 3d sharply differentiated group. (The reaction varies between 77.0 and 81.9$^0/_0$—see tables 3, 4 and 5 and fig. 2, 3, 4). Finally, the mice from Crimea mountains belong to the fourth serological group the percental expression of the reaction being of 35, 37, i. e., different from the mice from coast of Asov-Sea.

One of the other three species of mice investigated—Apodemus flavicollis—is the nearest to A. sylvaticus, the two others—Apodemus agrarius and Mus musculus—are (see tables 3 a. 4 a. fig. 2) quite far from it.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

СВЯЗЬ ГРЫЗУНОВ С МОЗАИЧНЫМ ЛАНДШАФТОМ ПЕСЧАНОЙ ПОЛУПУСТЫНИ

Ю. Ралль

Из Государственного краевого института микробиологии и эпидемиологии Ю.-В. РСФСР (директор В. А. Бычков)

Введение

Задачей этой статьи является характеристика связи грызунов полупустыни с ее раздробленным своеобразным ландшафтом, возникшим на стыке настоящих пустынь Азии и каштаново-травянистых степей юго-востока Европейской части СССР.

Осуществление продолжительных и непрерывных наблюдений в природе (в особенности в зимний период) связано с большими трудностями, вследствие чего подобные исследования редко проводятся. Необходимость сочетаний широких рекогносцировок района с одновременным тщательным изучением ограниченной типичной территории от сезона к сезону, чтобы избежать „фаунистических налетов“ и вытекающих из них порой случайных выводов, является основным условием для этих исследований. Основным недочетом кратковременных наблюдений является невозможность представить действительную сезонную динамику приуроченности грызунов к ландшафтам местности.

В настоящей статье я опираюсь на опыт четырехлетней работы в песчаной полупустыне, рассматривая в особенности подробно материал в 1 043 зверьков и их 9 684 нор, для которых связь с местообитаниями была изучена специальными методами [1].

Кратко опишу принципы и методику изучения грызунов в условиях ландшафта полупустыни. Руководящими положениями для нас служили непрерывность наблюдений и количественный подход к вопросу, учет сезонных аспектов распределения грызунов по местообитаниям и анализ его причин, наконец, применение таких приемов графического изображения данных, которые позволили бы правильно обобщить полученные выводы.

Динамика численности комплекса важнейших грызунов полупустыни изучалась методом учетно-сменных площадок в окрестностях Н. Уштагана в течение 18 месяцев — с июля 1933 г. по январь 1935 г. Всего было заложено в основных местообитаниях 153 прямоугольных площадки размером в 0,25 га, с общей территорией в 55,43 га (размеры некоторых площадок были больше или меньше 0,25 га). Каждая площадка обрабатывалась в форме предварительной прикопки всех нор и дальнейшего трехсуточного облова открывшихся (облов начинался не ранее суток после прикопки) комбинированными орудиями лова. Подробнее эта методика уже была описана ранее (Ю. Ралль, 1935). Эти орудия лова обеспечивали добывание важнейших грызунов: *Pallasiomys meridianus* Pall., *Meriones tamaricinus* Pall., *Citellus pygmaeus* Pall., *Mus musculus* L., *Lagurus lagurus* Pall. Численность других видов — *Dipus sagitta* Pall., *Citellus fulvus* Licht., *Cricetulus* — и отчасти степных тушканчиков — *Alactaga jaculus* Pall., *A. elater* Licht и *Alactagulus acontion* Pall — была изучена иными методами. По численности

[1] Эти исследования производились автором с помощью М. Демяшова и М. Шейкиной.

Lepus europaeus L., Ellobius talpinus Pall., Microtus arvalis Pal. наши материалы очень скудны. Первые пять из перечисленных видов вместе с D. sagitta Pall. и L. europaeus L. составляют группу экономически важнейших и многочисленных грызунов песчаной полупустыни.

Летом 1933 г. для закладывания площадок порой избирались пункты с повышенной плотностью грызунов, и размеры их были малы. Это обстоятельство нашло отражение в нижеприводимых диаграммах и таблицах с наивысшими показателями за данный квартал по численности песчанок и мышей с их гнездным распространением в мозаичном ландшафте. Подобные дефекты методики не имели места в дальнейшем.

Учитывая незначительное количество площадок и лишь 18-месячную продолжительность работы, мы обрабатывали полученные данные по кварталам календарного года, так как характеристика более дробных периодов была бы основана на малом материале и случайных колебаниях вылова.

Полученным плотностям отнюдь не придается точное значение, хотя во многих случаях можно было убедиться косвенными путями в их близости к естественным количествам животных. Полученные по одинаковой методике они верно отражают сезонное изменение численности и сравнительную динамику распределения отдельных видов.

Ландшафты песчаной полупустыни

Термин „полупустыня" стал общеупотребителен после классической работы Н. Димо и Б. Келлера о глинистых степях Южного Поволжья (1907). Преобладание ксерофитной растительности с резкими сменами сезонных аспектов ее разреженного покрова обусловлено здесь континентальностью климата и засоленностью почв. Однако, благодаря повсеместному наличию клочков темноцветных западинных почв с кормовыми пастбищами и посевами, обилию весенних осадков с массовым развитием эфемеров, юго-восточные степи не могут быть отнесены к типу настоящих пустынь. Интересующий нас район расположен также в зоне полупустыни, но в нем почти повсюду залегают пески в виде бархатных образований или в качестве преобладающей составной части почв песчаной степи. Характеризуя черты сходства и различия этой формации по отношению к смежным с нею твердоглинистым степям, я употребляю термин **песчаная полупустыня**.

Изборожденный водами и ветрами рельеф древнекаспийских морских осадков послужил благоприятной базой для возникновения крайне неоднородного ландшафта песчаной полупустыни. Первое ознакомление исследователя с этой территорией показывает мозаичность окружающего ландшафта. Бесчисленные островки песков переходят в гряды, среди которых находятся ашики — степные участки; по ним раскиданы солончаки. Заросли зелени сменяются оголенными старыми солончаками или оранжевыми пятнами барханчиков. Местами преобладают либо обнаженные пески, либо степные участки и требуется осмотр больших пространств по различным направлениям для выявления **комплексности** на всей территории песчаной полупустыни. Последний термин также нуждается в пояснении.

Понятие комплексности в геоботанике имеет определенный смысл; его возникновение и развитие было прослежено не так давно в прекрасном очерке изучения растительного покрова степей В. Алехина (1931). Представители различных ассоциаций присутствуют в комплексе в виде мелких и мельчайших пятен, следуя лоскутности почв, иногда достаточно выраженной уже на площади в 10 м². В данном случае эколог оперирует элементами незначительного масштаба. **Трехчленный мозаичный комплекс** песчаной полупустыни — иного порядка. Он сложен полусыпучими песками, находящимися в различных стадиях зарастания, песчано-суглинистыми и глинистыми участками степи и всевозможными формами солончаков. Элементы этого комплекса со свойственным им растительным покровом также образуют пятна размерами уже от нескольких гектар до многих сотен гектар. Принципиальные различия разделяют этот макрокомплекс от микрокомплекса: в первом из них растительные ассоциации получают большие и сравнительно однотипные участки жизненного пространства, где они достигают своего естественного развития, во втором — они разорваны, взаимно переплетены и фактически отсутствуют. Возможность наличия внутри отдельного пятна микрокомплекса — комплекса в обычном понимании не исключена, что и наблюдается в песчаной полупустыне, правда, далеко не в такой мере, как это имеется в твердоглинистых степях. На рис. 1 дан примерный план расположения песков, степи и солончаков в окрестностях уроч. Шот-Кара, образующих ажурный лабиринт, к которому почти неприменим термин „песчаный массив". Аналогичная картина, то менее, то более выраженная, наблюдается на огромном пространстве около 4,5 млн. гектар нашего района и мы должны в дальнейшем уяснить роль этого явления в экологической связи грызунов с ландшафтом песчаной полупустыни.

Несмотря на пестроту элементов ландшафта, в полупустыне они тесно связаны как исторической общностью своего происхождения, так непрерывным взаимодействием и в наши дни. Сыпучий бархан, расположенный на краю степного участка, конденсирует атмосферную влагу и питает его подземными стоками, в результате чего ложбинка, каких множество в развитом микрорельефе, осолоняется (испаряя поступающую

влагу и обогащаясь ее солевыми растворами). Засоление влечет реорганизацию растительного покрова. С вершины бархана сюда же свевается песок и оседает между стеблями растений, откуда он большей частью не возвратится при перемене направления ветра, но вот основная масса бархана развеяна и он уже не может играть столь заметной роли конденсатора влаги. Солончак, промываемый осадками сверху, регрессирует в солонцы и дальнейшие типы выщелачиваемых почв. В свою очередь типичные степняки — растения и животные — непрерывно осваивают прежде сыпучие пески, в то время как человек со своими стадами, покосами и заготовками топлива своей деятельностью создает новые песчаные пространства. Аналогичные процессы происходят на каждом шагу полупустыни. Успешное зарастание песков влечет усиленный выпас стад и угнетение растительного покрова, вслед за чем стада по необходимости перекочевывают в соседние пункты, а зарастание возобновляется; при усиленном

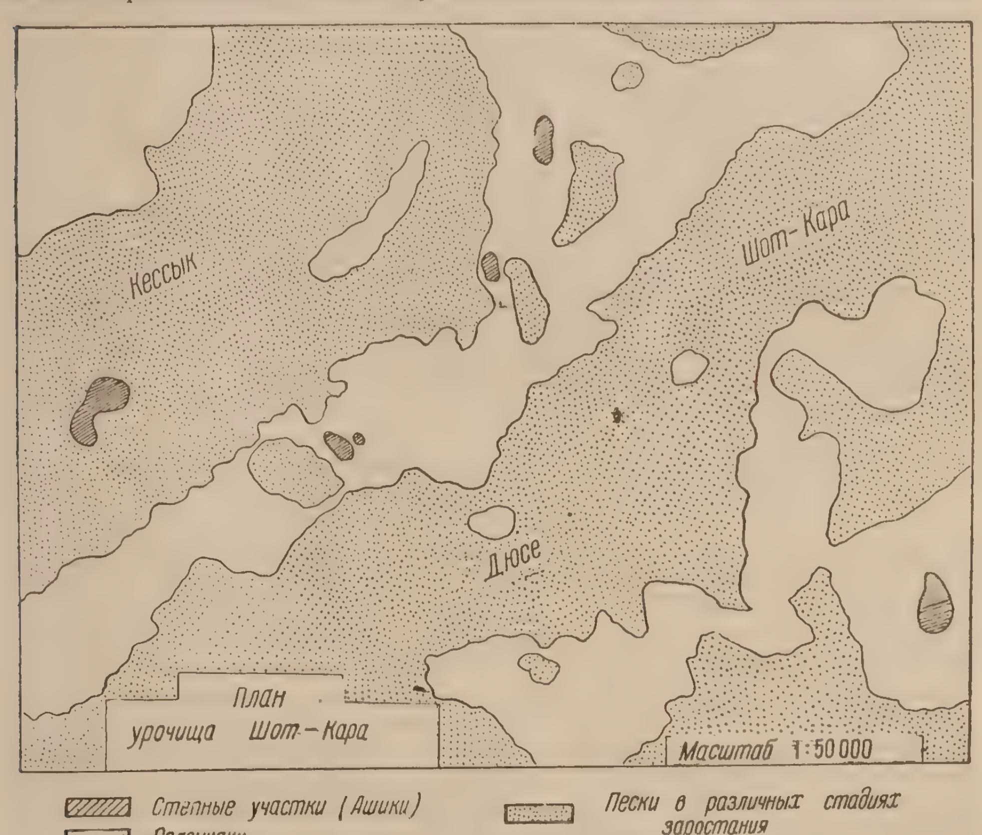


Рис. 1. План окрестностей уроч. Шот-Кара (Урдинский район Западного Казахстана). По материалам экспедиции Института микробиологии и эпидемиологии в 1928 г.

засолении истощаются сами источники его — соли, залегающие на пути водных стоков, и наступают процессы рассоления; даже предоставленные самим себе и задернованные участки песков находятся в вечном неустойчивом равновесии, так как норовая деятельность любой колонии песчанок может послужить исходным толчком для возникновения нового сыпучего бархана. Динамическое равновесие всего мозаичного ландшафта регулируется континентальным климатом, хозяйством человека и деятельностью растений и животных.

Из ландшафта песчаной полупустыни можно выделить более конкретные элементы, являющиеся одновременно основными местообитаниями растений и животных: 1) отдельные барханы и барханно-бугристые острова и гряды, либо совершенно обнаженные, либо содержащие по окраинам редкие пучки кияка (Elymys giganteus). Размеры подобных участков незначительны: они занимают от нескольких до 100—150 га; 2) крупнобугристые пески — преобладающий элемент ландшафта в форме порой обширных бугристых полузаросших равнин с холмиками до 4 м высотой, увенчанными растениями, с глубокими котловинами выдувания, обнажающими древние нижнекаспийские сероватые пески с кладбищами моллюсков. Крупнобугристые пески находятся в различных стадиях зарастания с соответственными сменами покрова. Группа пионе-

ров: кияк, кумарчик (Agriophyllum arenarium), верблюдка (Corispermum intermedium), солянка (Salsola kali) и др., постепенно истощая и осолоняя пресные запасы грунтовых вод, уступает место хондрилле (Chondrilla juncea и Ch. ambigua), песчаной полыни (Artemisia arenaria), полынку (A. austriaca), костру (Bromus tectorum), пыреям (Agropyrum sibiricum, A. prostratum) разнотравью-деревею (Achyllea Gerberi), молочаю (Euphorbia Gerardiana), солодке и другим степным видам, продвигающимся в пески; 3) с течением времени бугристость рельефа нивеллируется одновременно с задернением, и пески получают характер уплощенных мелкобугристых и кочковатых участков, в особенности обычных в качестве переходной зоны поблизости настоящих степных участков. В кочковатых песках пионеры зарастания песков уже не находят места на уплотненной почве с обедненными пресноводными горизонтами. Здесь преобладают гармала (Peganum Harmala), местами метельчатая полынь (A. scoparia), полынок, пыреи, эбелек (Ceratocarpus arenarius), появляются мятлик (Poa bulbosa v. vivipara) и белая полынь (A. maritima incana), лебеда (Atryplex tataricum), перечник (Lepydium perfoliatum), ранневесенние эфемеры — бурачок (Alyssum minimum), колючеголовик (Ceratocephalus orthoceras), ирис (Iris tenuifolia) и многие другие; 4) последней стадией зарастания песков, как было указано выше, служит плоская песчаная степь, либо покрытая сплошным ковром белой полыни и изени (Kochia prostrata) с другими обычными для них компонентами, либо в пунктах более суглинистых — эбелеком, мятликом, анабасисом (Anabasis aphyllum) и тому подобными видами; 5) древние участки твердоглинистых степей, встречающиеся там и сям среди остальных элементов в виде отдельных пятен или целых сообщающихся между собой систем их, порой довольно значительных, с обычной характерной растительностью степей подобного типа; 6) солончаки — соры,— находящиеся в различных стадиях засоления или выщелачивания, с окружающей их галлофитной растительностью. Между Волгой и Уралом их насчитывается около 2 000 с общей площадью до 117 тыс. га.

Эти весьма беглые указания все же намечают основные черты современной песчаной полупустыни.

3. Сезонная аспектность приуроченности грызунов к местообитаниям

Наиболее консервативными в смысле выбора своих местообитаний в полупустыне являются сайга (Saiga tatarica Pall.), виды тушканчиков (Dipodidae) и уже в меньшей мере степная пеструшка (Lagurus lagurus Pall.). Сайга избегает всякой близости к сыпучим и кочковатым пескам, препятствующим ее быстрому бегу, а следовательно, и их сочных пастбищ. Мохноногий тушканчик (Dipus sagitta Pall.) тесно связан с полусыпучими песками в первых стадиях зарастания, хотя и предпочитает те пункты в пределах этого местообитания, которые граничат с более заросшими участками. В старых бугристых песках, представляющих переход к мелкобугристым и кочковатым, этот зверек встречается в обитаемых и временных норах очень редко, но в то же время охотно использует для постройки своих убежищ оголенные и плотные почвы в котловинах выдувания среди полусыпучих песков. Только массовое плодоношение поздневесенних эфемеров [бурачка (Alussum minimum), гулявника (Sisymbrium Sophia), астрагала (Astragalus physoides) и др.] в мае в заросших бугристых и кочковатых (по границе с ними) участках вызывает временное посещение их тушканчиками до периода вызревания их основных кормов-плодов кияка, а в дальнейшем кумарчика, поблизости от его нор в песках. Гнездность расселения мохноногих тушканчиков по микроместообитаниям крупнобугристых песков все же не нарушает их более равномерной встречаемости в пределах этого типа местности сравнительно с желтыми сусликами. Учет этих грызунов не так затруднителен, как учет других животных, вследствие их большей привязанности к одним и тем же норам и наличию признаков их обитаемости в виде маскирующего входное отверстие комочка песка, достаточно заметного при внимательном осмотре местности на утреннем рассвете

(так называемые „пупки"). Только к концу лета тушканчики оставляют обычно входы в свои норы открытыми. Неверно замечание М. Тихомировой (1935) о том, что жилым норам тушканчиков всегда свойственны пирамидки или „могилки" песка перед их входами. В действительности же эти характерные выносы вскоре после их сооружения разносятся ветром или чаще самим же хозяином норы, тщательно разравнивающим их лапами. В дальнейшем же на месте нахождения входа всякий вечер и утро появляется „пупка", заметаемая в течение дня бесследно. Таким образом, автор этот имел дело с той незначительной частью зверьков (из числа всех, живущих в данном пункте), которые соорудили свои норы в ночь перед наблюдением или максимум на 2—3-и сутки, и не проследил дальнейшего развития данной норы. В специальной работе по экологии тушканчиков Ю. Казанцевой и Б. Фенюка (1936), проведенных в 1935 г., на опытных площадках одни и те же норы оставались обитаемыми в течение длительного времени при отсутствии выносов. По их данным в июне плотность старых тушканчиков доходила до 12 на 1 га (точнее 6 на 0,5 га, так как вне площадки условия местообитания были иными и зверьки были там единичны), а в августе—сентябре вместе с молодыми—до 21 на 1 га. В условиях стационара число зверьков в августе—октябре было около 8 на 1 га.

Можно с высокой степенью вероятности предположить, что при усилении процесса пескообразования и превращении всей территории волжско-уральских песков в настоящие полусыпучие бугристые пески здесь не нашла бы местообитания сайга, при обратном предположении такова же была бы и участь мохноногого тушканчика, но было бы неверно строить аналогичные догадки в отношении остальных млекопитающих песчаной полупустыни.

Другие виды тушканчиков привязаны к твердоглинистым берегам соров, эбелековым и разнотравным ашикам, посещая ближайшие к их норам окраины песчаных островов ранней весной, что фиксируется на песке их недалеко идущими следами. Однако земляной зайчик (Alactagulus acontion Pall.) и малый тушканчик (Alactaga elater Licht.) составляют постоянную примесь к основному населению равнинно-кочковатых участков, связанных постепенными переходами с песками мелко- и крупнобугристыми. Это обстоятельство отражено в табл. 1 плотностей тушканчиков на 1 га подобных участков (табл. 1).

Таблица 1. Наличие степных видов Dipodidae в равнинно-кочковатых песках (на 1 га)

	1933 г.		1934 г.			
	Кварталы					
	III	IV	I	II	III	IV
Всех грызунов	73,3	84,0	6,5	30,8	64,0	62,0
Из них Dipodidae: абсолютное количество	6,8	Нет	0,09	2,3	2,4	Нет
Из них Dipodidae: %	9,2	—	1,3	7,4	3,7	—

Непосредственной связи пеструшки с окраинами песков не было установлено, но зверек заселял равнинно-кочковатые участки со стороны больших ашиков и таким путем получал возможность кос-

венного контакта с природой более песчанистых формаций. Изучение плотностей пеструшки за 18 месяцев показало ее следующее распределение между равнинно-кочковатыми песками и настоящими ашиками (табл. 2).

Таблица 2. Распределение L. Lagurus Pall. по местообитаниям (данные для 79 особей)

		1933 г.		1934 г				Среднее за 1934 г.
		Кварталы						
		III	IV	I	II	III	IV	
Колич. на 1 га	ашики	6,6	51,3	0,5	Нет	4,8	3,2	2,1
	кочковатые пески	7,3	10,4	0,1	4,5	0,8	6,0	2,8

В пределах каждого из этих местообитаний пеструшка для своих колоний избирает характерные участки.

Разнообразие выбора местообитаний малым сусликом в различных частях ареала этого вида в СССР общеизвестно. Микроместообитания малого суслика в песках с трудом укладываются в схему элементов ландшафта, так как животное зачастую селится на плоском уплотненном клочке почвы среди обширных зарастающих песков. В этих условиях его численность может быть весьма незначительной для всей окружающей местности и высокой для данной площадки, по своим размерам иногда не допускающей перечисления на гектары. В I квартале 1934 г. суслики отсутствовали в равнинно-кочковатых песках или были здесь незаметны, но в ашиках в то же время составляли около 56% всех грызунов на 1 га. Во II квартале они заняли в ашике доминирующее положение (86%), но появились и в кочковатых участках, правда, в небольшом, но возросшем далее количестве (5,6% всех грызунов или 1,7 экземпляра на 1 га) в результате расселения. Аналогичная картина наблюдается в полупустыне всякий год. Интересен сам факт активных поисков сусликом новых пунктов. В июне 1935 г. в Уштагане были обнаружены следы суслика, пересекающие барханные, совершенно голые пески по направлению к плоско-кочковатой площадке (на протяжении 350 м), в подобных же условиях наблюдал следы далеких передвижений по пескам в окрестностях Сар-Тюбе летом 1932 г. и постепенную передвижку этих животных (близ Акжанчагыла, 45 км на З. от Калмыкова в 1931 г.) из целинной степи в мелкобугристые песчаные пункты. Часть расселившихся сусликов, преимущественно молодняка, благополучно перезимовывает и укореняется на новых площадках.

Что касается плотности малых сусликов, то, как известно, в большинстве практических истребительных работ она еще учитывается по плотности нор и реже по количеству открывшихся входов после прикопки. В табл. 3 приведены для ориентировки данные этого рода для степных ашиков окрестностей Уштагана (237) и различных пунктов по маршруту экспедиций 1932 г. в глубинных песках.

На основании этого материала следует, что средняя плотность нор близ Н. Уштагана довольно близка к результатам обследования сусликов в особых районах Западного Казахстана в 1934 г. (на территории Сламихино-Калмыково-Джамбейта), где на 2,4 млн. га степей средняя плотность нор на 1 га колебалась от 128 до 319 (среднее

Таблица 3. Плотность нор C. pygmaeus Pall.

Пункт	Время учета	Число площадей	Общая площадь	Число прикопан. нор	Относительная плотность на 1 га	
					прикопано	открылось
Н. Уштаган	Апрель, май, Июнь	13	3,5 га	830	237	153[1]
Там же	Август	11	2,75	411	149	29
Маршрут экспедиции 1932 г.	Июнь	20	9	501	50	

на 1 га для всей площади 170 нор[2]). В 1932 г. И. Худяков обнаружил в степном участке Бесь-Чохо пункты с плотностью нор сусликов свыше 400 на 1 га. Кроме того, работами моими и М. Демяшова было установлено количество самих особей малого суслика (по зимовочным норам и их облавливанию) в 65—60—25—16—10 на 1 га, в зависимости от почвенно-растительных условий различных пунктов близ Н. Уштагана (1934).

Вопрос о наличии и численности малого суслика в волжскоуральских песках имеет актуальное значение в эпизоотологии чумы этого района и связывается с вопросом о наличии известного круга почв, растений и животных, наичаще (но не обязательно всегда) окружающих этого грызуна. Более того, вольно или невольно он приводит в конечном счете к утверждению или отрицанию взаимодействия между природой „песков“ и „степи“ в масштабе всей песчаной полупустыни.

Поселения суслика, расположенные гнездно во многих пунктах территории, связаны не только с теми 25% степных формаций (1,18 млн. га лишь на площади б. Букеевской губернии), которые пронизывают пески, но и со сходными по условиям равнинно-кочковатыми песками и солончаками. В 1932 г. на протяжении пути от Н. Уштагана до границы песков на востоке (около 170 км) я обнаружил сусликов (в условиях июня—июля) в шести рассеянных на 20—50 км друг от друга пунктах. Естественно, что имеются большие площади рыхлопесчаных и зарастающих участков, для жизни суслика непригодных.

Меняют ли вопрос о роли суслика в биоценозе песков факты его отсутствия на отдельных больших участках полупустыни? Если сусликом населена только половина ашиков, то все же с его удельным весом необходимо серьезно считаться. Характерной иллюстрацией здесь служит следующая таблица заготовки малого суслика за три года по трем районам, включающим в себя наибольшую часть волжско-уральских песков, причем из общего количества в 821,5 тыс. шкурок на долю Джангалинского (наиболее песчаного района) падает около 320 тыс. шкурок.

Таблица 4. Количество заготовленных шкурок малого суслика по районам Джангалинскому Урдинскому и Денгизскому (по данным Западноказахстанского отдела Союзпушнины)

1933 г.	1934 г.	1935 г.
230 845	269 493	321 510

[1] Норы не прикапывались.

[2] Цитируется по отчету о работе экспедиции по изучению районов Казахской АССР, представленному Всесоюзному совещанию по грызунам в Ростове в феврале 1935 г.

Аналогичные меньшие участки в макрокомплексе повсюду окружены природой и фауной степи (в форме ашиков) и испытывают с ними тесный контакт в масштабе всей полупустыни. Точная же количественная оценка суслика в песках может быть совершена только подробным изучением его в ранневесеннем периоде.

Не менее разнообразен выбор местообитаний зайцем-русаком, кочующим между ашиками и песками, и желтым сусликом, в отношении которого еще Е. Орлов приводил длинный перечень стаций. Будучи приуроченным к супесям с развитым рельефом и сочной растительностью по низинам, этот суслик все же встречается во всех местообитаниях полупустыни, исключая совершенно обнаженные гряды песков. Некоторой иллюстрацией к его распределению служит следующая сводка для 208 экземпляров, выловленных в точно описанных местообитаниях за весь период работы (табл. 5).

Таблица 5. Вылов Citellus fulvus Licht в различных местообитаниях по сезонам

Месяц	Пески в I стадии зарастания	Бугристые кочковатые пески	Ашики
Март	5	7	4
Апрель	5	13	23
Май	18	14	33
Июнь	6	32	40
Июль	1	2	5
Всего	35	68	105

Спорадическое расселение желтых сусликов (в период 1932 г.) в окрестностях Уштагана и данные по другим пунктам волжско-уральских песков позволяют заключить о невысокой плотности этих грызунов. В редких случаях она достигала 10 особей на 1 га для взрослых животных и 15 18 для молодых в период их массового появления. Следует отметить, что желтые суслики довольно регулярно совершают переходы между кормовыми участками различных местообитаний и их вообще невысокая плотность испытывает постоянные колебания.

Неоднократно я подчеркивал важную роль в распределении и взаимном контакте животных песчаной полупустыни самого характера мозаики местообитаний. Полупустыня повсюду пронизана разнообразными экологическими путями, причем сюда включается не только понятие жизненных участков того или иного типа, но и, дословно, тех путей, дорог, которыми пользуются животные. Представим себе поведение пеструшки, суслика и мохноногого тушканчика, перебегающих из своего прежнего убежища в новый пункт в результате расселения молодняка или выгорания растительности. К их услугам уплотненные заросшие ложбинки, извилистые береговые линии солончаков или же вьющиеся между ними песчаные гряды; подвигаясь по ним, зверьки не только огибают преграды (в виде глинистой площадки для тушканчика или сыпучего бархана для суслика), но принуждены порой их пересекать. Попутно они роют временные норы и задерживаются в них, заселяя их своими паразитами (и получая взамен других из окружающей природы), а также посе-

щают пустующие жилища других животных. Одновременно со свойственными им кормами они встречают и поедают новые и получают все возможности для обоснования в местообитаниях иного характера, чем, те, которые они покинули. Забегание в чужие норы и особенности пищевого режима подобных „переселенцев“ наблюдались мной на протяжении всей полевой работы. Практическое значение раздробленности местообитаний я нахожу также в той гнездности, которая характеризует распределение животных песков полупустыни и является вместе с другими неблагоприятными особенностями песчаного района затрудняющим фактором в борьбе с грызунами. Указанная гнездность может быть точно прослежена лишь при изучении биологии отдельных видов; ограничусь констатацией этой особенности и ее зависимости от наличия в тех или иных пунктах развитого рельефа и растительного покрова. Эта гнездность распределения грызунов, представляя широкое поле для изучения, обусловливает относительность приводимых данных по плотностям, отражаясь в меньшей степени на характере сезонной динамики этих чисел.

Уже при обсуждении вышеприведенных примеров направляющая роль временных миграций в поисках корма для распределения животных выступала на первый план. Наряду с другими причинами, эти миграции определяют выбор местообитания, заставляя животных частично оседать в пунктах, казалось бы, им несвойственных. Другими биологическими особенностями, не связанными непосредственно с пищевым режимом, является устремленность к другим факторам среды, например, для малого суслика к той или иной плотности почвы. Аналогичным фактором для полуденной песчанки (и в меньшей степени для гребенщиковой) и для желтого суслика служит присутствие в почве (или подпочве) значительных количеств песка с присущими ему мягкостью, влажностью и повышенной температурой, сравнительно с твердыми почвами, и наличие развитой корневой системы многолетников. Распределение полуденных песчанок в пространстве чрезвычайно изменчиво и может быть рассмотрено без учета сезонных изменений условий местообитания и непрерывной динамики самой популяции (численности, половых и возрастных соотношений) только для очень непродолжительного периода. Здесь мы сталкиваемся с третьим могущественным агентом распределения видовой массы на фоне общей динамики биоценоза. Приведу таблицу ориентировочных плотностей полуденок (табл. 6, рис. 2).

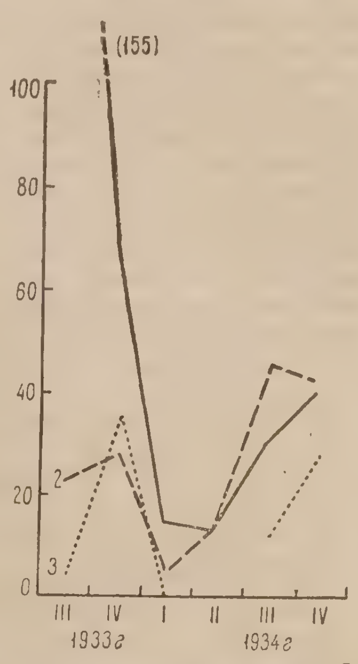


Рис. 2. График распределения P. meridianus Pall., по местообитаниям (по данным из табл. 7): 1 — бугристые пески; 2 — равнинно-кочковатые пески; 3—ашики

Наиболее обильно полуденка заселяет кочковатые и крупнобугристые пески, причем в последних ее численность подвержена большим колебаниям. В III квартале и октябре каждого года в связи с поспеванием в крупнобугристых песках верблюдки, кумарчика, хондриллы и солянок множество зверьков сосредоточивается здесь и

Таблица 6. Распределение P. meridianus Pall. по местообитаниям (данные для 582 особей)

Количество на 1 га	1933 г.		1934 г.				Среднее за 1934 г.
	кварталы						
	III	IV	I	II	III	IV	
Ашики	2,6	35,1	0,9	Нет	11,2	27,2	9,8
Бугристые пески	155,0	67,5	13,9	13,0	29,6	40,0	24,1
Кочковатые пески	22,4	27,5	4,7	13,7	44,8	41,6	26,2

остается на зимовку, сопровождающуюся в дальнейшем сокращением их численности. Зимой и поздней осенью (с половины октября) полуденкам вообще свойствен полуколониальный образ жизни с сосредоточением многих нор в избранных пунктах, почему гнездность их распространения выступает особенно рельефно в этом периоде. Летне-осенняя структура популяции такова, что молодые зверьки (возраста juvenis и subadultus) составляют от 50% в июле почти до 100% в октябре и находятся в стадии либо начинающегося, либо неоконченного расселения, которое растягивается на известное время. Это обстоятельство весьма способствует усилению интенсивности передвижений членов популяции. Излюбленным местом для выводковых нор самок служат слабо поросшие пески и здесь в первую очередь включается в общую жизнедеятельность их потомство.

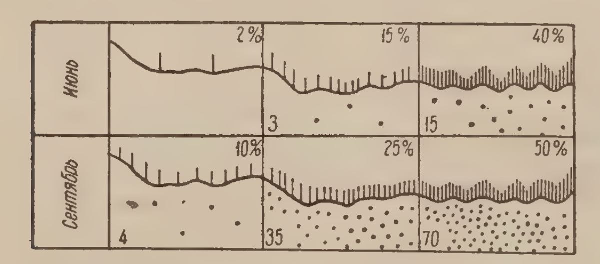


Рис. 3. Динамика плотности нор P. meridianus Pall на трех полугектаровых участках в связи с изменениями растительного покрова. Каждая черта означает 1% покрытия площади растительным покровом, каждая точка—1 нору

Численность песчанок также наиболее возрастает осенью в связи с общими для грызунов причинами. Так переплетаются разнообразные факторы, вызывающие осенний рост численности полуденок в крупнобугристых песках, хорошей иллюстрацией которого является диаграмма на рис. 3. Рост этот характерен также для двух других местообитаний. Периодическое появление осенью и исчезновение к весне зверьков на ашиках характеризует их сезонную приуроченность к этому местообитанию в результате периодического роста кормов (полыни и эбелек) и их оскудением ранней весной, когда зверьки перебираются в крупнобугристые пески за сочным молодым кияком и его прошлогодними семенами. Таким образом, большая часть тех полуденок, которые пережили зиму в ашиках, весной их покидает. Весной и летом население полуденок вообще разрежено во всех местообитаниях. Наконец, условия равнинно-кочковатых песков являются для зверьков как бы нейтральными. Здесь или поблизости имеются необходимые корма во все сезоны года, а пятна полусыпучего песка и глубокая корневая система гармалы (Peganum harmala) обеспечивают постройку постоянных нор. Кроме того, данное местообитание является чаще всего переходным звеном между песками и ашиками, т. е. зоной, которую постоянно посещают и в которой

оседают зверьки во время разных перебежек. В равнинно-кочковатых песках наблюдается известная стабилизация численности полуденок в течение всего года. В общей картине сезонной аспектности полуденок в мозаичном ландшафте ярко отражается также ход заготовки кормов на зиму этими песчанками. В I и II кварталах, когда зверьки сравнительно малочисленны, они довольно равномерно населяют два основных местообитания, причем занимают в пределах их самые разнообразные пункты. В III квартале они уже явственно бывают приурочены к зарослям кияка, а с другой стороны—к кочковатым участкам с выспевающим эбелеком. К концу этого периода кияк почти исключается из кормового режима, и бесчисленные норы песчанок бывают разбросаны теперь в порослях верблюдки и кумарчика и песчаной полыни. В начале октября с первым значительным похолоданием и выспеванием белой полыни в ашиках и кочковатых песках зверьки проводят круглые сутки за наполнением своих кладовых и снуют повсюду, где имеются хорошие поросли перечисленных растений. Все приводимые здесь данные подтверждаются также результатами изучения миграций песчанок методом кольцевания (Б. Фенюк и М. Демяшев, 1934).

Рассмотрение материала по полуденкам осталось бы неполным без указания на уклонения в данной схеме. Осенью 1934 г. урожай песчаных кормов был очень низок и я мог наблюдать большое количество песчанок, численность которых вообще имела в этом году высокий подъем в некоторых пунктах ашиков и кочковатых песков. Повышение численности в крупнобугристых песках шло вялыми темпами, в то время как первые два местообитания были изрыты временными и постоянными норами песчанок (не имея защечных мешков, зверьки принуждены сооружать свои кладовые обычно поблизости запасаемых кормов). При обследовании состояния песчаных растений в этот период возник вопрос: мог ли неурожай явиться бедствием для песчанок? Плодоносящие кустики верблюдки и кумарчика располагались очень редко, по 1—3 на 1 м² и имели в высоту всего лишь 15—25 см (против 50—100 см в благоприятные годы). Многие из них были поражены насекомыми и грибками. Тем не менее все подсчеты свидетельствовали о том, что кормовые ресурсы обеспечат большое количество животных и все же останутся неисчерпанными. Песчанки на самом деле использовали лишь часть всех этих кормов, запасая лишь лучшую часть зерен. Пошелушив несколько семян на откусанной веточке кумарчика, зверек бросает ее и принимается за другой куст. Следовательно, при осеннем повышении численности зверьков и неурожае кормов свобода действия и выбора (может иметь значение и степень густоты травостоя как защиты) в условиях меньшего количества кустов и большей конкуренции оказывается стесненной, и зверьки отправляются на поиски лучших условий.

Сравнительно с полуденной песчанкой гребенщиковая приурочена к более плотным почвам (в низинах), укрытым зарослями солянок, полыней и кустарников. По своей малочисленности последние не играют особой роли в выборе пункта жилища этой песчанкой, но в районе г. Урды, где на песках местами раскиданы поросли шиповника, джюзгуна, лоха и других кустарников, они заметно предпочитаются песчанкой перед травами. Данные этого рода содержались еще в моей заметке о зимней биологии песчанок (8). Происхождение видового названия зверька, повидимому, обязано первому впечатлению П. Палласа о приуроченности его к гребенщику (Tamarix). Вернее, и тот, и другая избирают для своего существования влаж

ные и солоноватые низины. В этом же смысле песчанка не менее связана и с селитрянкой (Nitraria). Приведу таблицу распределения гребенщиковой песчанки (табл. 7).

Таблица 7. Распределение M. tamaricinus Pall. по местообитаниям (данные для 226 особей)

Количество на 1 га	1933 г.		1934 г.				Среднее за 1934 г.
	кварталы						
	III	IV	I	II	III	IV	
Ашики	Нет	5,4	0,1	2,0	4,0	10,8	4,2
Бугристые пески	72,5	Нет	2,3	2,0	15,2	4,0	5,9
Кочковатые пески	31,2	32,5	1,6	5,4	12,8	9,6	7,3

Из таблицы следует, что гребенщиковая песчанка делит свое местопребывание главным образом между кочковатыми и бугристыми песками, появляясь в заметных количествах в ашиках к поздней осени, где они заготавливают корм и питаются полынями и эбелеком. В крупнобугристых песках эти песчанки расселяются по переходным зонам окраин песчаных островов с плотными буграми и угнетенными останцами кияка. Вместе с желтым сусликом они являются непременными обитателями окрестностей жилых и брошенных землянок (забираясь также в кладовые человека) характерных казахских могил, глинистых падин в разнотравных ашиках и старых выщелоченных площадок солончаков с бурьянами сорняков. Зимой зверьки наиболее охотно заселяют ашики и все пункты с равномерным покровом снега и бурьянов, в толще которых они проделывают коридоры и питаются плодами и корнями степных растений. По своей приуроченности гребенщиковую песчанку во многом напоминают также эверсманов и серый хомячки с той разницей, что они больше заселяют слабо заросшие пески.

Вагнерова мышь (Mus musculus wagneri) встречается в полупустыне почти всюду на вершинах полузаросших бугров, во впадинах, на склонах и в ровной степи ашика, среди кустарников, трав, на чистом песке, в жилищах человека, могилах, стогах сена и, что в особенности важно, в копнах обмолоченного кумарчика. Привожу таблицу распределения вагнеровых мышей по основным элементам ландшафта (табл. 8).

Таблица 8. Распределение M. musculus wagneri Ev. по местообитаниям (данные для 58 особей)

Количество на 1 га	1933 г.		1934 г.				Среднее за 1934 г.
	кварталы						
	III	IV	I	II	III	IV	
Ашики	0,8	21,6	Нет	Нет	Нет	0,8	0,2
Бугристые пески	15,0	2,5	»	2,0	0,8	6,4	2,3
Кочковатые пески	2,6	10,9	»	1,1	0,8	4,8	1,7

Концентрация сильно размножившихся мышей в III квартале 1933 г. в бугристых песках понизила их численность в других местообитаниях. В IV квартале выпавший снег, равномерно покрывший плакорные полустепные и степные участки, предоставил им в этих местообитаниях лучшее убежище, чем бугристые пески с разорванными пятнами снега. В дальнейшем эти пятна слились вместе и оголенными остались только самые вершинки бугров. В этот период здесь снова возросло количество зверьков. На фоне общего быстрого падения численности как основной закономерности зимней динамики это вторичное появление мышей в песках (январь февраль · март) прошло уже незамеченным. Во всяком случае данные в табл. 8 здесь прерываются и это означает крайнюю малочисленность мышей. Осенью 1934 г. при неурожае кумарчика и после массового появления в 1933 г. мыши встречались очень редко и и только в сентябре—октябре несколько размножились. Так, число беременных самок на 100 зверьков в этот период составляло: сентябрь 41,6, октябрь—18, ноябрь—18, декабрь—4,8, но размножение шло не в такой степени, чтобы зверькам потребовалось широкое расселение по ашикам. Они довольствовались снеговыми низинами в крупнобугристых песках и расположенных вблизи них кочковатых. Говоря об абсолютной плотности песчанок и мышей в песчаной полупустыне, нам приходится органичиться относительными данными, приведенными выше. Крайняя подвижность этих зверьков, колониальный образ жизни в осенне-зимний сезон года, постоянное наличие кормовых миграций и посещение временных нор требуют особой методики абсолютного учета, которая в настоящее время уже применяется и дает хорошие результаты (вылов зверьков на участках, обнесенных сетками). Относительные данные по учетносменным площадкам и количеству нор, будучи первые преуменьшенными, а вторые преувеличенными (в 4—5 раз), все же довольно верно отражают динамику изменения плотности. По этим данным преобладающее положение среди всех грызунов в разрезе года занимают полуденные песчанки (число которых относится к числу гребенщиковых примерно как 10 к 3,8). Применяя облов, раскопку и другие методы, мы наблюдали плотность тех или иных песчанок на 1 га не более 200 особей в осенний период. Зимой, в декабре—январе, по точным данным М. Демяшева, на 1 га встречается от 2 до 52 зверьков. Ранней весной, когда численность всех мышевидных грызунов резко падает, песчанки встречаются единичными экземплярами, а на многих площадях их совершенно нет.

Наиболее высокой плотности достигает плотность мышей в годы усиленного размножения (до 300—400 экземпляров на 1 га), иногда же плотность их исчисляется десятками, возрастая при наличии в данном пункте копен кумарчика или стогов сена.

Заключение

Мы привели данные о приуроченности разных видов грызунов к различным местообитаниям мозаичной формации. Теперь остановимся на вопросе о предпочтении комплексом видов животных одних местообитаний перед другими. В заключительной графе каждой из приведенных таблиц фигурировали средние числа плотностей за 1934 г., отражавших это предпочтение для данного вида. Рассматривая вопрос в целом, я применю сравнительную 10-балльную систему, построенную на отношениях их средних плотностей. Так, если средние плотности мыши в трех местообитаниях были соот-

ветственно 0,2— 1,7— 2,3, то, приняв наивысшую за 10, можно выразить их отношения, как 0,8 : 74 : 10. Это послужит оценкой степени предпочтения мышью крупнобугристых песков перед кочковатыми и последних перед ашиками. Для комплекса из шести видов (полуденная и гребенщиковая песчанки, пеструшка, малый суслик, вагнерова мышь и мохноногий тушканчик) такой метод расчета применен на рис. 4. Включая сюда мохноногого тушканчика, безусловно принадлежащего крупнобугристым пескам, я придаю этому элементу ландшафта 10 единиц предпочтения. Так как площади трех больших прямоугольников на диаграмме, отделенных на каждое местообитание, составляют по 50 кв. единиц, то их заштрихованные части мо-

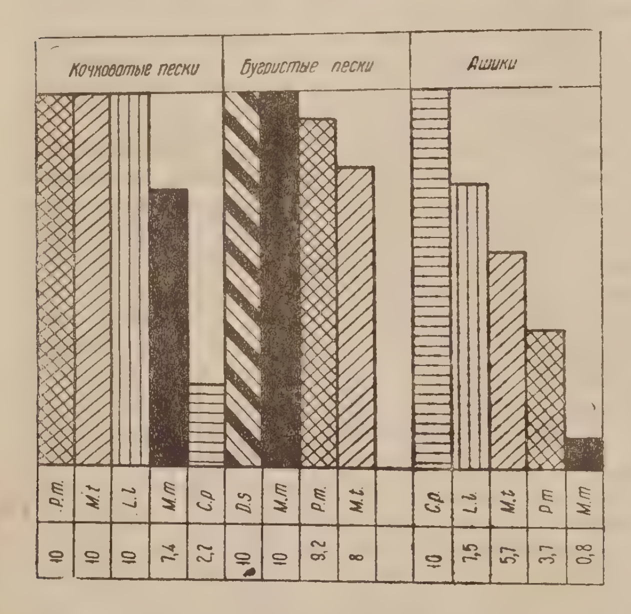


Рис. 4. Диаграмма приуроченности грызунов к основным местообитаниям песчаной полупустыни

P.m.—Pallasiomys meridianus Pall.
M. t.—Meriones tamaricinus Pall.
L. l.—Lagurus lagurus Pall.
M.m.—Mus musculus wagneri Eversm
C. p.—Citellus pygmaeus Pall.

гут быть взяты в отношениях. Размеры этих частей равны: для кочковатых песков — 39,6, крупнобугристых 37,2 и ашиков — 27,7, а отношения их соответственно 10:9, 3:6,9. Наиболее предпочитаемым типом местообитаний в полупустыне являются равнинно-кочковатые пески с их разнообразными условиями для существования и „степных" и „песчаных" грызунов. Несколько уступают им крупнобугристые пески, и на последнем месте находятся ашики. Попутно можно оценить и избирательную способность того или иного вида, если подсчитать площади, занятые им по всем местообитаниям (табл. 10). Следовательно, наиболее низка избирательная способность мохноногого тушканчика, наиболее высока — песчанок.

Таблица. 10. Избирательная способность видов к местообитаниям по данным диаграммы на рис. 4. А—размеры занятых площадей в диаграмме, В—отношения этих величин в 10-балльной системе

Вид	Meriones tamaricinus	Pallasiomys meredianus	Mus musculus	Lagurus lagurus	Citellus pygmalus	Dipus sagita
Условные единицы А . . .	23,7	22,9	18,2	17,5	12,2	10
. . . . В	10	9,6	7,6	7,3	5,1	4,2

Интересно сравнить распределение грызунов с распределением их нор по местообитаниям за тот же период (табл. 11).

Таблица 11. Распределение нор всех видов грызунов по различным местообитаниям (на 1 га). По данным 1934 г., материал по 6399 норам на площади в 25 га

Местообитание	Среднегодовая плотность	Отношения в 10-бальной системе
Бугристые пески	384	7,9
Ашики	447	9,2
Кочковатые пески	485	10

Следовательно, и по количеству нор всех видов грызунов (без мохноногого тушканчика, нора которого не учитывалась в этих случаях) на первом месте остаются кочковатые пески, в то время как за ними следуют уже ашики (ср. выше). Нужно, конечно, учесть, что быстрое засыпание входов в норы летящим по ветру песком и намеренная маскировка их животными сокращают численность нор при обследовании песчаных местообитаний. В действительности же количество нор грызунов в песчаных пунктах развито не менее, если не более, чем на уплотненных почвах.

Как уже было отмечено нами выше, эта приуроченность грызунов к определенным местообитаниям значительно колеблется по сезонам в зависимости от погоды, кормовых условий и численности зверьков.

В предыдущих работах я подчеркивал своеобразие ландшафта песчаной полупустыни, дающее приют животным различных жизненных форм - от сайги до обыкновенной полевки, вследствие использования ими тех или иных включенных в мозаику местообитаний, но сообщества животных и растений в этих условиях не представляют конгломерата из кусков отдельных не связанных между собой биоценозов. Благодаря единству разнообразия мозаики ландшафтов на большой территории и давности заселения этой зоны пришельцами с востока и северо-запада, един и образовавшийся комплексный биоценоз. В гибкой и тесной связи грызунов с ландшафтом полупустыни можно видеть лишнее подтверждение этого взгляда.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алехин В., Бюлл. Моск. общ. исп. прир., т. XL, в. 3—4, 1934.—2. Димон Н. и Келлер Б., В области полупустыни. Изд. Саратов, 1907.—3. Казанцева Ю. и Ренюк Б., К экологии мохноногого тушканчика Dipus sagitta Pall. (Mammalia). В печати, 1937.—4. Ралль Ю., Вестн. микроб., эпид. и паразит., т. X, в. 2, 1931.—5. Ралль Ю. и Демяшев М., Вестн. микроб., эпид. и паразит., т. XIII, в. 2, 1934.—6. Ралль Ю., Вестн. микроб., эпид. и паразит., т. XIV, в. 2, 1935.—7. Ралль Ю., Зоол. журн., т. XV, в. 3, 1936.—8. Тихомирова М., Вестн. микроб., эпид. и паразит., т. XIV, в. 5, 1935.—9. Фенюк и Демяшев М., Вестн. микроб., эпид. и паразит., т. XV, в. 1, 1936.

THE RELATION BETWEEN RODENTS AND THE MOSAIC LANDSCAPE OF THE SANDY SEMI-DESERT.

by George M. Rall

(From the Institute of Microbiology and Epidemology. S.-E. RSFSR in Saratow.)

Summary

1. The present article contains some results of the work carried out by the author in collaboration with the zoologists M. Demiashev and M. Sheikin, in studying the nature of the Volga-Ural sandy semi-desert (Western Kazakstan, between the lower parts of the Volga and Ural rivers) in 1932—1935. In the course of that period about eleven thousand specimens of various species of rodents, belonging chiefly to Pallasiomys meridianus Pall., Meriones tamaricinus Pall., Citellus pygmaeus Pall., C. fulvus Licht., Dipus sagitta Pall., Mus musculus L. and Lagurus lagurus Pall., were investigated.

2. The general landscape of the sandy semi-desert has a complex character over a vast territory of 4.5 millions hectares, composed of regions of denuded quicksands, sand-hills in different stages of overgrowing, densed sand hillocks representing a transitory landscape type to true sandy steppes, and, finaly, of sandy-steppe regions. Besides dry and damp salt-marshes are seen to be scattered everywhere. These principal elements are intertwined as rather large patches covering areas from several to some hundred hectares and forming on the whole three large types of habitats: (1) semiquicksands, (2) densed sands and (3) sandy steppes (salt-marshes being not considered as permanent habitats).

3. Owing to the complexity of the sandy-steppe landscape, the most different animals from the saiga (Saiga tatarica Pall.) and ground squirrel (Citellus pygmaeus Pall.) to hairy-footed jerboa (Dipus sagitta Pall.) and gerbills (Gerbillidae) choose it as their dwelling-place. All the above animals join together to profit by the steppe and sand mosaic side by side with plant associations composed similarly of sandy and steppe forms.

4. In the sandy semi-desert almost all rodents make a rather supple use of the favourable particularities of its variegated landscape, without confining themselves to the habitat proper to one or another species. Thus, the small ground squirrel, a typical inhabitant of steppes, does not disdain true sandy regions, whilst voles (Microtus) as well as gerbills (Gerbillinae) perform some short-distance food migration from one dwelling-place to another with seasonal successiveness.

5. In the Russian text a series of illustrations are given, representing such migrations of rodents together with the dynamics of their density according to habitats. In conclusion (see fig. 4 Russian text) it may be said that hillocks of densed sand offer the most favourite, while steppe regions prove to be the least preferred type of locality for the complex of the following six species: P. meridianus Pall., M. tamaricinus Pall., D. sagitta Pall., C. pygmaeus Pall., L. lagurus Pall. and M. musculus L. It is to be explained by the diverse character as a habitat of the former and by the monotony of the latter. Hairy-footed jerboas (D. sagitta Pall.) are found to be species the most conservative and most attached to one landscape type (sand-hills), the tamarisk-gerbills (M. tamaricinus Pall.) being, on the contrary, the most plastic ones.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПО ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

ЧАСТЬ II

Б. А. Кузнецов

(*Продолжение*)[1]

ГЛАВА III. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Вышеописанные линии общих границ распространения различных видов млекопитающих (синператы), совпадающие, как мы видели, обычно с границами отдельных ландшафтных зон, рассекают всю территорию Европейской части СССР на ряд участков, резко отличающихся друг от друга как по своим физико-географическим условиям, так и по своей фауне млекопитающих. Как правило, участки, отделенные друг от друга синператами, тянущимися с запада на восток, отличаются своим ландшафтом и фауной населяющих их млекопитающих значительно сильнее, чем соседние участки, отграниченные линиями, идущими с севера на юг (обычно по долинам рек). Поэтому мы предлагаем называть участки первой категории областями или полосами, а участки второго рода—районами этих областей.

Семь отмеченных нами линий общих границ распространения отдельных видов млекопитающих, тянущихся с запада на восток, разделяют пространство Европейской части Союза на восемь основных областей, а именно на: 1) область тундры и лесотундры, 2) область северных сплошных лесов, 3) область южных разреженных лесов, 4) область лесостепи, 5) область черноземной степи, 6) область таврической солончаковой степи, 7) область прикаспийских полупустынь и 7) область горного Крыма.

I. Область тундры и лесотундры

Эта область ограничена с севера побережьем Северного полярного моря, а с юга—вышеописанной синператой № 1, совпадающей, как мы видели, с границей между высокоствольным лесом и полосой криволесья. Кроме того, к этой области должны быть отнесены все прилегающие острова (Кильдин, Колгуев, Моржовец, Вайгач, Новая Земля и др.).

Фауна млекопитающих этой области остается еще очень слабо изученной. Поэтому нижеприведенный список видов млекопитающих,

[1] См. Зоол. журн., т. XV, год 1936, № 1.

найденных по сие время в области тундр, безусловно неполон и в будущем, повидимому, будет значительно расширен. Так, например, вероятно нахождение здесь Evotomys rufocanus Sünd и Evotomys glareolus Schr. из грызунов, Lutreola lutreola L. и Meles meles L. из хищных, различных видов Sorex из насекомоядных.

Список видов млекопитающих, найденных в области тундр

Виды	Виды, свойственные только области тундр	Виды, общие с областью северных лесов	Виды, общие с областью южных лесов	Виды, общие с областью лесостепи	Виды, общие с областью степи	Виды, общие с областью Таврической степи	Виды, общие с областью полупустынь	Виды, общие с областью горного Крыма
I. Rodentia								
1. Lepus timidus L.	—	+	+	+	—	—	—	—
2. Mus musculus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
3. Arvicola amphibius L.	—	+	+	+	+	+	+	+
4. Microtus agrestis L.	—	+	+	+	—	—	—	—
5. Microtus oeconomus Pall.	—	+	+	+	—	—	—	—
6. Evotomys rutilus Pall.	—	+	+	—	—	—	—	—
7. Lemmus lemmus L.	+	—	—	—	—	—	—	—
8. Lemmus obensis Br.	+	—	—	—	—	—	—	—
9. Dicrostonix torquatus Br.	+	—	—	—	—	—	—	—
II. Carnivora								
10. Canis lupus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
11. Vulpes vulpes L.	—	+	+	+	+	+	—	+
12. Alopex lagopus L.	+	—	—	—	—	—	—	—
13. Lutra lutra L.	—	+	+	+	+	—	—	—
14. Mustela erminea L.	—	+	+	+	+	—	—	—
15. Mustela nivalis L.	—	+	+	+	+	+	—	—
III. Insectivora								
16. Sorex araneus L.	—	+	+	+	—	+	—	+
17. Sorex minutus L.	—	+	+	+	—	+	—	+
18. Sorex macropygmaeus Mull.	—	+	+	+	—	—	—	—
	4	14	14	13	7	7	4	6

Как мы видим из этого списка, фауна млекопитающих полосы тундры очень бедна. Эндемичными для этой области видами являются: 1) норвежский лемминг (Lemmus lemmus L.), 2) обский лемминг (Lemmus obensis Br.), 3) ошейниковый лемминг (Dicrostonyx torquatus Br.) и 4 песец (Alopex lagopus L.) (последний вид зимой нередко заходит в полосу лесов, но роет свои норы для вывода детенышей только в тундре). Из зверей, свойственных южнее лежащей полосе северных лесов, в тундре не встречаются: 1) белка (Sciurus vulgaris L.), 2) бурундук (Eutamias asiaticus Gm.), 3) летяга (Pteromys volans L.), 4) лесной лемминг (Myopus schisticolor Lill), 5) куница лесная (Martes martes L.), 6) соболь (Martes zibellina L.), 7) рысь (Lynx lynx L.), 8) россомаха (Gulo gulo L.) (изредка заходит), 9) медведь (Ursus arctos L.) (летом нередко заходит), 10) крот (Talpa europaea L.) и 11) некоторые летучие мыши. Не обнаружены в тундре пока что, хотя в дальнейшем возможно и будут найдены, такие характерные для области северных лесов виды, как: 1) горная мышовка (Sicista montana), 2) рыжая полевка (Evotomys glareolus Schr.), 3) красно-серая полевка (Evotomys rufocanus Sund.), 4) норка (Lutreola lutreola L.), 5) барсук (Meles meles L.) и 6) кутора (Neomys fodiens L.).

Список видов млекопитающих, зарегистрированных в области северных лесов

Виды	Виды, свойственные только области северных лесов	Виды, общие с областью тундры	Виды, общие с областью южных лесов	Виды, общие с областью лесостепи	Виды, общие с областью степи	Виды, общие с областью Таврической степи	Виды, общие с областью полупустынь	Виды, общие с областью горного Крыма
I. Rodentia								
1. Lepus timidus L.	—	+	+	+	—	—	—	—
2. Sciurus vulgaris L.	—	—	+	+	—	—	—	—
3. Eutamias asiaticus Gm.	—	—	+	—	—	—	—	—
4. Pteromys volans L.	—	—	+	—	—	—	—	—
5. Sicista montana Mehel	—	—	+	—?	—	—	—	—
6. Mus musculus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
7. Epimys norvegicus Erxl	—	—	+	+	+	+	+	+
8. Myopus schisticolor Lill	+	—	—	—	—	—	—	—
9. Arvicola amphibius L.	—	+	+	+	+	+	+	+
10. Evotomys glareolus Schr.	—	—	+	+	—	—	—	—
11. Evotomys rufocanus. Sünd	+?	—?	—?	—	—	—	—	—
12. Evotomys rutilus Pall.	—	+	+	—	—	—	—	—
13. Microtus oeconomus Pall.	—	+	+	+	—	—	—	—
14. Microtus agrestis L.	—	+	+	+	—	—	—	—
II. Carnivora								
15. Canis lupus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
16. Vulpes vulpes L.	—	+	+	+	+	+	+	+
17. Lutra lutra L.	—	+	+	+	+	+	+	+
18. Lutreola lutreola L.	—	+	+	+	+	—	—	—
19. Mustela erminea L.	—	+	+	+	+	—	—	—
20. Mustela nivalis L.	—	—	+	+	+	—	+	+
21. Martes martes L.	+?	—	—	—	—	+	—	—
22. Martes zibellina L.	—	—	+	+	—	—	—	—
23. Meles meles L.	—	—	+	+	+	+	—	+
24. Gulo gulo L.	—	—	+	+	—	—	—	—
25. Lynx lynx L.	—	—	+	—	—	—	—	—
26. Ursus arctos L.	—	—	+	+	—	—	—	—
III. Insectivora								
27. Talpa europaea L.	—	—	+	+	—?	—	—	—
28. Sorex araneus L.	—	+	+	+	—?	+	+	—
29. Sorex minutus L.	—	+	+	+	—?	+	+	+
30. Sorex ultimus All.	+?	—?	+	—	—	—	—	—
31. Sorex tscherskii Ogn.	—	—?	+	+	—	—	—	—
32. Sorex macropygmaeus Mill.	—	+	+	+	—	—	—	—
33. Neomys fodiens L.	—	—?	+	+	—?	—	—	+
IV. Chiroptera								
34. Myotis mystacinus Leiss	—	—	+	+	+	+	—	+
35. Amblyotus nilssonii K.-Bl	—	—	+	+	—	—	—	—
	4	14	31	25	11	10	10	10

Горлом Белого моря область тундр разделяется на два района— Западный или Мурманский и Восточный, обнимающий тундры Мезени, Большой и Малой Земли. В Западном районе встречается норвежский лемминг (Lemmus lemmus L.) и отсутствуют обский лемминг (Lemmus obensis Br.) и копытный лемминг (Dicrostonyx torquatus Br.), в Восточном районе мы видим обратное.

II. Область северных сплошных лесов

Эта область занимает огромные пространства нашего севера, лежащие между Финляндской границей и Уральским хребтом и ограниченные с севера от области тундр синператой № 1, а с юга от области южных разреженных лесов--аналогичной линией № 2.

Фауна млекопитающих этой области состоит исключительно из типично-лесных (таежных) видов и видов, обитающих по долинам рек и других водоемов; степные и полевые виды млекопитающих здесь совершенно отсутствуют, чем эта область резко отличается от лежащей к югу от нее области южных разреженных лесов.

Таким образом, фауна млекопитающих области северных сплошных лесов слагается из 35 видов (не считая копытных). Из этих 35 видов четыре, а именно Myopus schisticolor Lill, Evotomys rufocanus Sünd, Martes zibellina L. и Sorex ultimus All., в пределах Европейской части СССР, нигде, кроме как в области северных сплошных лесов, не найдены. Но бесспорно эндемичным видом этой области можно считать только Myopus schisticolor, так как Evotomys rufocanus и Sorex ultimus, судя по стациям их обитания, вполне могут быть найдены и в полосе тундр, а соболь, повидимому, прежде был распространен значительно шире, чем теперь. Все остальные виды фауны северных сплошных лесов являются общими с фауной области южных разреженных лесов. Но в то время как в фауне млекопитающих южнолесной области наблюдается сильная примесь так называемых „полевых форм“, как, например, заяц-русак, мышь полевая, мышь-малютка, полевка обыкновенная, еж и ряд других, в северных лесных массивах эти виды совершенно отсутствуют. Как уже было указано выше граница этих двух лесных областей, северной и южной, постепенно, вслед за продвижением земледелия, отодвигается все дальше к северу.

Линией, проходящей с севера на юг от Архангельска к Вологде, область сплошных северных лесов, естественно, делится на два района—Западный и Восточный, отличающихся друг от друга как своим ландшафтом, так и фауной млекопитающих. Восточный район характеризуется примесью сибирских элементов флоры и фауны. Так, здесь растут лиственница, пихта, кедр и ряд сибирских травяных лесных растений. Из свойственных Сибири видов млекопитающих здесь широко распространен бурундук (Eutamias asiaticus Gm.), а прежде, повидимому, также соболь (Martes zibellina L.). В западном районе эти элементы сибирской флоры и фауны отсутствуют.

III. Область южных разреженных лесов

Эта область ограничена с запада Польской границей, с севера—синператой № 2, с юга—такой же линией № 3, а с востока—Уральским хребтом. На севере она граничит с областью северных сплошных лесных массивов, а на юге—с областью лесостепи.

Фауна млекопитающих этой области слагается из следующих видов

Виды	Виды, свойственные только области южных лесов	Виды, общие с областью тундр	Виды, общие с областью северных лесов	Виды, общие с областью лесостепи	Виды, общие с областью степи	Виды, общие с областью Таврической степи	Виды, общие с областью полупустынь	Виды, общие с областью горного Крыма
I. Rodentia								
1. Lepus timidus L.	—	+	+	+	—	—	—	—
2. Lepus europaeus Pall.	—	—	—	+	+	+	+	+
3. Sciurus vulgaris L.	—	—	+	+	—	—	—	—
4. Eutamias asiaticus Gm.	—	—	+	—	—	—	—	—
5. Pteromys volans L.	—	—	+	—	—	—	—	—
6. Sicista montana Mehel.	—	—	+	—	—	—	—	—
7. Mus musculus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
8. Mus flavicolis Melch.	—	—	—	+	+	+	—	+
9. Mus sylvaticus L.	—	—	—	+	+	+	—	+
10. Mus agrarius L.	—	—	—	+	+	—	—	—
11. Mus minutus L.	—	—	—	+	+	—	—	—
12. Epimys norvegicus Erxl.	—	—	+	+	+	+	+	+
13. Epimys rattus L.	—	—	—	+	+	—	—	+
14. Arvicola amphibius L.	—	+	+	+	+	+	+	+
15. Evotomys glareolus Schr.	—	—	+	+	—	—	—	—
16. Evotomys rutilus Pall.	—	+	+	—	—	—	—	—
17. Microtus arvalis Pall.	—	—	—	+	+	+	—	+
18. Microtus agrestis L.	—	+	+	+	—	—	—	—
19. Microtus oeconomus Pall.	—	+	+	+	—	—	—	—
20. Cricetus cricetus L.	—	—	—	+	+	+	—	—
21. Glis glis L.	—	—	—	+	—	—	—	—
22. Eliomys quercinus L.	—	—	—	+	—	—	—	—
23. Diromys nitedula Pall.	—	—	—	+	—	—	—	—
24. Muscardinus avelanarius L.	—	—	—	+	—	—	—	—
II. Carnivora								
25. Canis lupus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
26. Vulpes vulpes L.	—	+	+	+	+	+	+	+
27. Lutra lutra L.	—	+	+	+	+	—	—	—
28. Lutreola lutreola L.	—	—	+	+	+	—	+	—
29. Mustela erminea L.	—	+	+	+	+	—	—	—
30. Mustela nivalis L.	—	+	+	+	+	+	+	+
31. Kolonocus sibiricus Pall.	—	—	—	+	—	—	—	—
32. Putorius putorius L.	—	—	—	+	—	—	—	—
33. Martes martes L.	—	—	+	+	—	—	—	—
34. Meles meles L.	—	—	+	+	+	+	+	+
35. Gulo gulo L.	—	—	+	—	—	—	—	—
36. Lynx lynx L.	—	—	+	—	—	—	—	—
37. Ursus arctos L.	—	—	+	+	—	—	—	—
III. Insectivora								
38. Talpa europaea L.	—	—	+	+	—	—	—	—
39. Desmana moschata L.	—	—	—	+	+	—	—	—
40. Erinaceus europaeus L.	+	—	—	—	—	—	—	—
41. Sorex araneus L.	—	+	+	+	—	+	+	+
42. Sorex minutus L.	—	+	+	+	—	+	+	+
43. Sorex tscherskii Ogn.	—	—	+	+	+	—	—	—
44. Sorex macropygmaeus Mill.	—	+	+	+	—	—	—	—
45. Neomys fodiens L.	—	—	+	+	—	—	—	+
IV. Chiroptera								
46. Myotis myotis Bork	—	—	—	+	+	+	+	+
47. Myotis daubentonii Kuhl.	—	—	—	+	+	+	+	+

Виды	Виды, свойственные только области южных лесов	Виды, общие с областью тундр	Виды, общие с областью северных лесов	Виды, общие с областью лесостепи	Виды, общие с областью степи	Виды, общие с областью Таврической степи	Виды, общие с областью полупустынь	Виды, общие с областью горного Крыма
48. Myotis nattereri Kuhl. . . .	—	—	—	+	+	—	—	—
49. Myotis dasycneme Boie . .	—	—	—	+	+	—	—	—
50. Myotis mystacinus Leiss . .	—	—	+	+	+	+	+	+
51. Nyctalus noctula Schreb. . .	—	—	—	+	+	+	+	+
52. Nyctalus leisleri Kuhl. . .	—	—	—	+	+	+	+	+
53. Amblyotus nilssoni K.-Bl. .	—	—	+	+	—	—	—	—
54. Vespertilio murinus L. . .	—	—	—	+	+	+	+	+
55. P. pisterllus nathusii K.-Bl .	—	—	+	+	—	—	—	—
56. Plecotus auritus L.	—	—	—	+	+	+	+	+
	1	14	31	49	29	21	18	22

Просматривая этот список, не трудно заметить, что в фауне млекопитающих областей южных лесов (если отбросить летучих мышей, распространение которых, как мы видели, зависит преимущественно от климатических условий) имеются виды двух категорий: 1) типично-таежные, общие с областью северных сплошных лесов, и 2) полевые, проникшие сюда с юга вслед за вырубкой лесных массивов и распашкой полей. Видами последней категории являются: европейский еж (Erinaceus europaeus L.) хорек (Putorius putorius L.), полевая мышь (Mus agrarius L.), мышь-малютка (Mus minutus L.), мышь лесная (Mus silvaticus L.), мышь желтогорлая (Mus flavicolis, Melh.), хомяк (Cricetus cricetus L.) и заяц-русак (Lepus europaeus Pall.).

От фауны с определельной лесостепной области фауна области южных разреженных лесов резко отличается, с одной стороны, присутствием таких типично-таежных видов, как рысь (Lynx lynx L.), россомаха (Gulo gulo L.), летяга (Pteromys volans L.), бурундук (Eutamias asiaticus Gm.) и красная полевка (Evotomys rutilus Pall), с другой - отсутствием типично-степных видов, как суслик, тушканчик и т. д. (см. ниже).

Линией, проходящей с севера на юг, от Вологды к Горькому и являющейся продолжением линии, разграничивающей восточный и западный участки области северных лесных массивов, область южных разреженных лесов подразделяется на два района — Восточный и Западный. Между этими районами наблюдаются те же отличия, что и между одноименными участками северной лесной области.

IV. Область лесостепи

Лесостепная область тянется широкой полосой от Польской границы к южному Уралу, гранича на севере по синперате № 3 с областью южных лесов, а на юге по синперате № 4 с областью чистой черноземной степи.

Фауна млекопитающих этой области насчитывает большее количество видов, чем фауна какой-либо другой области изучаемого района, что объясняется, безусловно, разнообразием стаций, свойственных этой области.

Виды	Виды, свойственные только области лесостепи	Виды, общие с областью тундр	Виды, общие с областью северных лесов	Виды, общие с областью южных лесов	Виды, общие с областью чистой степи	Виды, общие с областью Таврической степи	Виды, общие с областью полупустынь	Виды, общие с областью горного Крыма
I. Rodentia								
1. Lepus timidus L.	—	+	+	+	—	—	—	—
2. Lepus europaeus Pall.	—	—	—	+	+	+	+	+
3. Sciurus vulgaris L.	—	—	+	+	—	—	—	—
4. Marmota bobak Mull.	—	—	—	—	+	—	—	—
5. Citellus guttatus Pall.	—	—	—	—	+	—	—	—
6. Citellus rufescens K.-Bl	—	—	—	—	+	—	—	—
7. Citellus citellus L.	+	—	—	—	—	—	—	—
8. Alactaga jaculus Pall.	—	—	—	—	+	+	+	—
9. Spalax microphtalmus Gm.	—	—	—	—	+	—	—	—
10. Spalax hungaricus	—	—	—	—	+	—	—	—
11. Mus musculus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
12. Mus flavicolis Melh	—	—	—	+	+	+	—	+
13. Mus sylvaticus L	—	—	—	+	+	+	—	+
14. Mus agrarius L.	—	—	—	+	+	—	—	—
15. Mus minutus L.	—	—	—	+	+	—	—	—
16. Epimys norvegicus Erxl.	—	—	+	+	+	+	+	+
17. Epimys rattus L.	—	—	—	+	+	+	—?	+
18. Lagurus lagurus Pall.	—	—	—	—	+	+	+	+
19. Arvicola amphibius L.	—	+	+	+	+	+	+	+
20. Evotomys glareolus Schr.	—	—	+	+	—	—	—	—
21. Microtus arvalis Pall.	—	—	—	+	+	+	—	+
22. Microtus oeconomus Pall.	—	+	+	+	—	—	—	—
23. Microtus agrestis L.	—	+	+	+	—	—	—	—
24. Pytimys ucrainicus Vinogr.	—	—	—	—	+	—	—	—
25. Cricetus cricetus L.	—	—	—	+	+	+	—	—
26. Cricetulus migratorius Pall.	—	—	—	—	+	+	+	+
27. Cricetulus eversmanni Br.	—	—	—	—	+	—	—	—
28. Glis glis L.	—	—	—	+	—	—	—	—
29. Eliomys quercinus L.	—	—	—	+	—	—	—	—
30. Diromys nitedula Pall.	—	—	—	+	—	—	—	—
31. Muscardinus avelanarius L.	—	—	—	+	—	—	—	—
II. Carnivora								
32. Canis lupus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
33. Vulpes vulpes L.	—	+	+	+	+	+	+	+
34. Lutra lutra L.	—	+	+	+	+	—	—	—
35. Lutreola lutreola L.	—	—	+	+	+	—	+	—
36. Putorius putorius L.	—	—	—	+	—	—	—	—
37. Putorius eversmanni Less.	—	—	—	—	+	+	+	+
38. Mustela erminea L.	—	+	+	+	+	—	—	—
39. Mustela nivalis L.	—	+	+	+	+	+	+	+
40. Kolonocus sibiricus Pall.	—	—	—	+	—	—	—	—
41. Martes martes L.	—	—	+	+	—	—	—	—
42. Martes foina Erxl.	—	—	—	—	+	+?	—	+
43. Meles meles L.	—	—	+	+	+	+	—	+
44. Ursus arctos L.	—	—	+	+	—	—	—	—
III. Insectivora								
45. Talpa europaea L.	—	—	+	+	+	—	—	—
46. Desmana moschata L.	—	—	—	+	+	—	—	—
47. Erinaceus roumanicus B. Ham.	—	—	—	—	+	+	—	+
48. Sorex araneus L.	—	+	+	+	+	+	—	+

Виды	Виды, свойственные только области лесостепи	Виды, общие с областью тундр	Виды, общие с областью северных лесов	Виды, общие с областью южных лесов	Виды, общие с областью чистой степи	Виды, общие с областью Таврической степи	Виды, общие с областью полупустынь	Виды, общие с областью горного Крыма
49. Sorex minutus L.	—	+	+	+	+?	+	—	+
50. Sorex macropygmaeus Mull.	—	+	+	+	—	—	—	—
51. Crocidura suaveolens Pall. .	—	—	—	—	+	+	+	+
52. Neomys fodiens L.	—	—	+	+	—?	—	—	+
IV. Chiroptera								
53. Myotis myotis Bork.	—	—	—	+	+	+	—	+
54. Myotis nattereri Kuhl. . . .	—	—	—	+	+	+	—	—
55. Myotis mystacinus Leiss . .	—	—	+	+	+	+	+	+
56. Myotis dasycneme Boie . .	—	—	—	+	+	—	—	—
57. Myotis daubentonii Kuhl. . .	—	—	—	+	+	—	+	—
58. Pipistrellus nathusii K.-Bl. .	—	—	—	+	+	—	+	—
59. Pipistrellus pipistrellus Schr.	—	—	—	—	+	+	—	+
60. Nyctalus noctula Schr. . . .	—	—	—	+	+	+	+	+
61. Nyctalus leisleri Kuhl . . .	—	—	—	+	+	+	+	+
62. Nyctalus siculus Pall. . . .	—	—	—	—	+	+	—	—
63. Vespertilio murinus L. . . .	—	—	—	+	+	+	+	+
64. Barbastella barbastella Schr.	—	—	—	—	+	+	—	+
65. Plecotus auritus L. . . .	—	—	—	+	+	+	+	+
66. Amlyotus nilssonii K.-Bl. .	—	—	+	+	—	—	—	—
	1	13	24	48	49	32	20	28

Нетрудно видеть, что фауна млекопитающих лесостепной области слагается из видов трех различных экологических групп: 1) из видов, распространенных в самых различных областях и стациях (волк, лисица, ласка и др.); 2) из видов, жизнь которых тесно связана с лесом (лесная куница, белка, рыжая полевка и др.), и 3) из видов, свойственных степным пространствам (суслики, тушканчик, слепец, степная пеструшка). Подобный состав фауны млекопитающих лесостепи станет вполне понятным, если мы вспомним, что ландшафт этой области слагается из перемежающихся участков луговой степи и островных лесов.

Основные черты отличия фауны млекопитающих области лесостепи и области южных разреженных лесов были уже отмечены нами выше (см. стр. 166); как мы видели, эти отличия сводятся к присутствию в фауне лесостепи степных видов и, наоборот, отсутствию ряда таежных форм, свойственных области южных лесов. Весьма значительные различия можно заметить также, сравнивая списки видов млекопитающих, населяющих лесостепную область и встречающихся в области чистой степи. Самое существенное отличие заключается в том, что в чистой степи совершенно отсутствуют лесные элементы фауны лесостепи; здесь нет лесной куницы, белки, рыжей полевки, медведя и некоторых других форм. Однако некоторые виды, широко распространенные в чистой степи (перевязка, ушастый еж, южная мышовка и др.), не заходят в пределы лесостепной области.

Течениями рек Днепра и Волги полоса лесостепи разбивается на три района Западный, Центральный и Восточный. Западный район простирается между синператами № 3 и № 4 и между Польской границей и средним течением р. Днепра. Для фауны этого района характерно присутствие особого вида слепца (Spalaxhungarius), обыкновенного суслика (Citellus citellus L.), а также отсутствием столь обычных в Центральном районе тушканчика (Alactaga jaculus Pall.) и обыкновенного слепца (Spalax microphtalmus Güld.),

Центральный район тянется узкой полосой между синператами № 3 и № 4 от Днепра до Волги. Восточный район занимает остальную, Заволжскую территорию области лесостепи. Фауны млекопитающих этих двух участков отличаются следующим: в Центральном районе встречаются крапчатый суслик (Citellus guttatus Pall.) и обыкновенный слепец (Spalax microphtalmus Güld.), отсутствующие в восточном участке и, напротив, фауне последнего свойственны рыжеватый суслик (Citellus rufesceus K.-Bl) и хомячок Эверсманна (Cricitulus eversmanni Br.), не найденные в Центральном районе.

V. Область чистых черноземных степей

Степная область тянется полосой от Румынской границы к южному Уралу. Северная граница этой области идет по синперате № 4, а южная тянется сперва от устья Днестра по берегу Черного моря, затем по синперате № 5 до Мариуполя, далее по берегу Азовского моря и предгорьям Кавказского хребта до г. Грозного и, наконец, вдоль синператы № 6 уходит в Азию.

На очерченной выше территории встречаются следующие виды (см. табл. стр. 170).

Состав фауны млекопитающих отдельных частей области чистых степей не вполне однороден, что позволяет разбить эту область на три района: Западный, Центральный и Восточный. Первый из этих районов простирается между Румынской границей и Днепром, второй занимает среднюю часть области между Днепром и Волгой и, наконец, третий, Восточный район охватывает восточную заволжскую треть области, лежащую между Волгой и Уральским хребтом. Фауна Западного района отличается от таковой центрального участка отсутствием серого суслика (Citellus pygmaeus Pall.), обыкновенного слепца (Spalax microphtalmus Güld.) и присутствием крапчатого суслика[1] (Citellus guttatus Pall.) и горного слепца (Spalax hungarius), отсутствующих в левобережной части степной области. Отличие фаун Центрального и Восточного районов заключается в том, что на территории первого из них встречается обыкновенный слепец (Spalax microphtalmus Güld.), отсутствующий в Восточном районе, а на территории последнего нередок хомячок Эверсманна (Cricetulus eversmanni Br.), не найденный на правом берегу Волги.

VI. Область Таврических солончаковых степей

Эта область охватывает большую часть территории б. Таврической губернии. На севере она ограничена дугой синператы № 5, на западе — побережьем Черного моря, на востоке — берегами Сиваша и Азовского моря, на юге — синператой № 7, отделяющей ее от области горного Крыма.

[1] Кое-где этот суслик попадается и в левобережной части Украины, но не характерен для нее.

Список видов млекопитающих, встречающихся в области степей

Виды	Виды, овойственные только области степи	Виды, общие с областью тундр	Виды, общие с областью северн. лесов	Виды, общие с областью южных лесов	Виды, общие с областью лесостепи	Виды, общие с областью Таврической степи	Виды, общие с областью полупустынь	Виды, общие с областью горн. Крыма
I. Rodentia								
1. Lepus europaeus Pall.	—	—	—	+	+	+	+	+
2. Ochotona pusilla Pall.	+?	—	—	—	—?	—	—	—
3. Marmota bobak Mull.	—	—	—	—	+	—	—	—
4. Citellus guttatus Pall.	—	—	—	—	+	—	—	—
5. Citellus pygmaeus Pall.	—	—	—	—	—	+	+	—
6. Sicista nordmanni K.-Bl.	—	—	—	—	—	+	—	—
7. Alactaga jaculus Pall.	—	—	—	—	+	—	—	—
8. Spalax microphtalmus Güld.	—	—	—	—	+	—	—	—
9. Spalax hungaricus	—	—	—	—	+	—	—	—
10. Mus musculus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
11. Mus flavicolis Melh.	—	—	—	+	+	+	—	+
12. Mus sylvaticus L.	—	—	—	+	+	+	—	+
13. Mus agrarius L.	—	—	—	+	+	—	—	—
14. Mus minutus L.	—	—	—	+	+	—	—	—
15. Epimys norvegicus Erxl.	—	—	+	+	+	+	+	+
16. Epimys rattus L.	—	—	—	+	+	+	—?	+
17. Lagurus lagurus Pall.	—	—	—	—	+	+	+	—
18. Arvicola amphibius L.	—	+	+	+	+	+	+	+
19. Microtus arvalis Pall.	—	—	—	+	+	+	—	+
20. Pytimys ucrainicus Vinogr.	—	—	—	—	+	—	—	—
21. Cricetus cricetus L.	—	—	—	+	+	+	—	—
22. Cricetulus migratorius Pall.	—	—	—	—	+	+	+	+
23. Cricetulus eversmanni Br.	—	—	—	—	+	—	—	—
II. Carnivora								
24. Canis lupus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
25. Vulpes vulpes L.	—	+	+	+	+	+	+	+
26. Lutra lutra L.	—	+	+	+	+	—	—	—
27. Lutreola lutreola L.	—	—	+	+	+	—	—	—
28. Putorius eversmanni Less.	—	—	—	—	+	+	+	+
29. Vormela peregusna Gm.	—	—	—	—	—	+	+	—
30. Mustela erminea L.	—	+	+	+	+	—	—	—
31. Mustela nivalis L.	—	+	+	+	+	+	+	+
32. Martes foina Erxl.	—	—	—	—	+	+	—	—
33. Meles meles L.	—	—	+	+	+	+	—	+
III. Insectivora								
34. Talpa europaea L.	—	—	+	+	+	—	—	—
35. Desmana moschata L.	—	—	—	+	+	—	+	—
36. Erinaceus roumanicus B. Ham.	—	—	—	—	+	+	—	+
37. Hemiechinus auritus Gm.	—	—	—	—	—	—	+	—
38. Crocidura leucodon Herm.	—	—	—	—	—	+	+	+
39. Crocidura suaveolens Pall.	—	—	—	—	+	+	+	+
40. Neomys fodiens L.	—	+	+	+	+	—	—	+
41. Sorex araneus L.	—	+	+	+	+	+	—	+
42. Sorex minutus L.	—	+	+	+	+	+	—	+
IV. Chiroptera								
43. Myotis myotis Bork	—	—	—	+	+	+	—	+
44. Myotis nattereri Kuhl.	—	—	—	+	+	+	—	—
45. Myotis mystacinus Leiss	—	—	+	+	+	+	+	+
46. Myotis dasicneme Boie.	—	—	—	+	+	—	—	—

Виды	Виды, свойственные только области степи	Виды, общие с областью тундр	Виды, общие с областью северн. лесов	Виды, общие с областью южных лесов	Виды, общие с областью лесостепи	Виды, общие с областью Таврической степи	Виды, общие с областью полупустынь	Виды, общие с областью горн Крыма
47. Myotis daubentonii Kuhl.	—	—	—	+	+	—	+	—
48. Pipistrellus pipistrellus Schr.		—	—	—	+	+	—	+
49. Pipistrellus nathusii K.-Bl.	—	—	—	+	+	—	+	
50. Nyctalus noctula Schreb.	—	—	—	+	+	+	+	+
51. Nyctalus leisleri Kuhl.	—	—	—	+	+	+	+	+
52. Nyctalus siculus Pall.	—	—	—	—	+	+	—	—
53. Vespertilio murinus L.	—	—	—	+	+	+	+	+
54. Barbastella barbastella Schr.	—	—	—	—	+	+	—	+
55. Plecotus auritus L.	—	—	—	+	+	+	+	+
56. Eptesicus serotinus Schr.	—	—	—	—	—	+	+	+
57. Rhinolophus ferrumequinum Schr.	—	—	—	—	—	+	—	+
58. Rhinolophus hipposideros Bech.	—	—	—	—	—	+	—	+
	1(?)	10	15	33	49	38	24	33

Фауна млекопитающих этой небольшой чисто степной области весьма интересна. Как уже было указано выше, она слагается из большинства видов, свойственных Центральному району степной области (за исключением норки, горностая, слепца, мыши-малютки и полевой мыши), к которым присоединяется несколько полупустынных форм (тарбаганчик, полевка общественная, слепушонка, прежде корсак), являющихся реликтами фауны полупустынь, некогда простирающихся по всему югу Украины и затем сменившихся продвинувшимися с севера каштановой, а затем позднее и черноземной степью.

Отличия фауны степной, равнинной части Крыма от таковой его горной лесной половины будут разобраны подробно несколько ниже.

VII. Область полупустынь Прикаспия

Эта область занимает всю Европейскую часть Прикаспийской низменности, простираясь широкой полосой вдоль северного и северо-западного берегов Каспия на протяжении от р. Терека до р. Урала, где уходит в пределы Азии. На севере и западе эта область граничит с областью черноземных степей, отделяясь от нее синператой № 6. Как это уже было отмечено выше, эта синперата в отличие от других подобных линий не является линейной границей двух областей, а представляет собой довольно широкую демаркационную полосу, на территории которой фауна млекопитающих степей постепенно сменяется фауной полупустынь.

В районах, лежащих к югу и востоку от внутренней границы этой демаркационной линии, мы находим следующую фауну млекопитающих см. табл. на стр. 177.

Как видно из этого списка, фауна млекопитающих полупустынь Прикаспия весьма своеобразна; в нее входит немало видов нигде, кроме этой области, в пределах Европейской части Союза ССР не

Список видов млекопитающих, водящихся в Таврических степях

Виды	Виды, свойственные только области Таврических степей	Виды, общие с областью тундр	Виды, общие с областью северн. лесов	Виды, общие с областью южных лесов	Виды, общие с областью лесостепи	Виды, общие с областью степи	Виды, общие с областью полупустынь	Виды, общие с областью горн. Крыма
I. Rodentia								
1. Lepus europaeus Pall.	—	—	—	+	+	+	+	+
2. Citellus pygmaeus Pall.	—	—	—	—	—	+	+	—
3. Alactaga jaculus Pall.	—	—	—	—	+	+	+	—
4. Scirtopoda telum Licht.	—	—	—	—	—	—	+	—
5. Sicista nordmanni Bl.	—	—	—	—	—	+	—	—
6. Mus musculus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
7. Mus sylvaticus L.	—	—	—	+	+	+	—	+
8. Mus flavicolis Melh.	—	—	—	+	+	+	—	+
9. Epimys norvegicus Erxl.	—	—	+	+	+	+	+	+
10. Epimys rattus L.?	—	—	—	+	+	+	—	+
11. Ellobius talpinus Pall.	—	—	—	—	—	—	+	—
12. Lagurus lagurus Pall.	—	—	—	—	+	+	+	—
13. Arvicola amphibius L.	—	+	+	+	+	+	+	+
14. Microtus socialis Pall.	—	—	—	—	—	—	+	—
15. Microtus arvalis Pall.	—	—	—	+	+	+	—	+
16. Cricetus cricetus L.	—	—	—	+	+	+	—	—
17. Cricetulus migratorius Pall.	—	—	—	—	+	+	+	+
II. Carnivora								
18. Canis lupus	—	+	+	+	+	+	+	+
19. Vulpes vulpes L.	—	+	+	+	+	+	+	+
20. Putorius eversmanni Less.	—	—	—	—	+	+	+	+
21. Vormela peregusna Gm?	—	—	—	—	—	+	+	—
22. Mustela nivalis L.	—	+	+	+	+	+	+	+
23. Meles meles L.	—	—	+	+	+	+	—	+
24. Martes foina Erxl.	—	—	—	—	+	+	—	+
III. Insectivora								
25. Erinaceus roumanicus B. Ham.	—	—	—	—	+	+	—	+
26. Sorex araneus L.	—	+	+	+	+?	+	—	+
27. Sorex minutus L.	—	+	+	+	+?	+	—	+
28. Crocidura leucodon Herm.	—	—	—	—	—	+	+	+
29. Crocidura suaveolens Pall.	—	—	—	—	+	+	+	+
IV. Chiroptera								
30. Myotis myotis Bork	—	—	—	+	+	+	—	+
31. Myotis nattereri Kuhl.	—	—	—	+	+	+	—	—
32. Myotis mystacinus Leiss	—	—	+	+	+	+	+	+
33. Pipistrellus pipistrellus Schr.	—	—	—	—	+	+	—	+
34. Nyctalus noctula Schr.	—	—	—	+	+	+	+	+
35. Nyctalus siculus Pall.	—	—	—	—	+	+	—	—
36. Nyctalus leisleri Kuhl.	—	—	—	+	+	+	+	+
37. Eptesicus serotinus Schr.	—	—	—	—	—	—	—	+
38. Vespertilio murinus L.	—	—	—	+	+	+	+	+
39. Barbastella barbastella Schr.	—	—	—	—	+	+	—	+
40. Rhinolophus ferrumequinus Schr.	—	—	—	—	—	+	—	+
41. Rhinolophus hipposideros Bech.	—	—	—	—	—	+	—	+
	—	7	10	21	31	37	22	29

Виды	Виды, свойственные только области полупустынь	Виды, общие с областью тундр	Виды, общие с областью северн. лесов	Виды, общие с областью южных лесов	Виды, общие с областью лесостепи	Виды, общие с областью степи	Виды, общие с обл. Таврических степей	Виды, общие с обл. горн. Крыма
I. Rodentia								
1. Lepus europaeus Pall.	—	—	—	+	+	+	+	+
2. Citellus pygmaeus Pall.	—	—	—	—	—	+	+	—
3. Citellus fulvus Licht.	+	—	—	—	—	—	—	—
4. Alactaga jaculus Pall.	—	—	—	—	+	+	+	—
5. Alactaga elater Licht.	+	—	—	—	—	—	—	—
6. Alactagulus acontion Pall.	+	—	—	—	—	—	—	—
7. Dipodipus sagitta Pall.	+	—	—	—	—	—	—	—
8. Scirtopoda telum Licht.	—	—	—	—	—	—	+	—
9. Spalax giganteus Nehr.	+	—	—	—	—	—	—	—
10. Epimys norvegicus Erxl.	—	—	+	+	+	+	+	+
11. Mus musculus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
12. Ellobius talpinus Pall.	—	—	—	—	—	—	+	—
13. Lagurus lagurus L.	—	—	—	—	+	+	+	—
14. Arvicola amphibius L.	—	+	+	+	+	+	+	+
15. Microtus socialis Pall.	—	—	—	—	—	—	+	—
16. Meriones meridianus Pall.	+	—	—	—	—	—	—	—
17. Meriones tamaricinus Pall.	+	—	—	—	—	—	—	—
18. Cricetulus migratorius Pall.	—	—	—	—	—	+	+	+
II. Carnivora								
19. Canis lupus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
20. Vulpes vulpes L.	—	+	+	+	+	+	+	+
21. Vulpes corsac L.	+	—	—	—	—	—	—	—
22. Putorius eversmanni Less.	—	—	—	—	+	+	+	+
23. Vormela peregusna Güld.	—	—	—	—	—	+	+	—
24. Mustela nivalis L.	—	+	+	+	+	+	+	+
25. Meles arenarius Sat.	+	—	—	—	—	—	—	—
III. Insectivora								
26. Hemiechinus auritus Gm.	—	—	—	—	—	+	—	—
27. Crocidura leucodon Herm.	—	—	—	—	—	+	+	+
28. Crocidura suaveolens Pall.	—	—	—	—	+	+	+	+
29. Diplomesodon pulchelum Licht.	+	—	—	—	—	—	—	—
IV. Chiroptera (фауна летучих мышей этой области остается почти не изученной)								
30. Myotis mystacinus Less.	—	—	+	+	+	+	+	+
31. Myotis daubentonii Kuhl.	—	—	—	+	+	+	—	—
32. Pipistrellus nathusii K.-Bl.	—	—	—	+	+	+	—	—
33. Nyctalus noctula Schreb.	—	—	—	+	+	+	+	+
34. Nyctalus leisleri Kuhl.	—	—	—	+	+	+	+	+
35. Eptesicus serotinus Schr.	—	—	—	—	—	+	+	+
36. Vespertilio murinus L.	—	—	—	+	+	+	+	+
37. Plecotus auritus L.	—	—	—	+	+	+	+	+
	10	5	7	14	18	24	24	17

Виды	Виды, свойственные только области горного Крыма	Виды, общие с областью тундр	Виды, общие с областью северных лесов	Виды, общие с областью южных лесов	Виды, общие с областью лесостепи	Виды, общие с областью чистой степи	Виды, общие с областью Таврической степи	Виды, общие с областью полупустынь
I. Rodentia								
1. Lepus europaeus Pall.	—	—	—	+	+	+	+	+
2. Epimys norvegicus Erzl.	—	—	+	+	+	+	+	+
3. Epimys rattus L.	—	—	—	+	+	+	+	—
4. Mus musculus L.	—	+	+	+	+	+	+	+
5. Mus flavicolis Melh.	—	—	—	+	+	+	+	—
6. Mus sylvaticus L.	—	—	—	+	+	+	+	—
7. Cricetulus migratorius Pall.	—	—	—	—	+	+	+	+
8. Arvicola amphibius L.	—	+	+	+	+	+	+	+
9. Microtus arvalis Pall.	—	—	—	+	+	+	+	—
II. Carnivora								
10. Canis lupus L.[1]	—	+	+	+	+	+	+	+
11. Vulpes vulpes L.	—	+	+	+	+	+	+	+
12. Martes foina Erxl.	—	—	—	—	+	+	+	—
13. Putorius eversmanni Less.	—	—	—	—	+	+	+	+
14. Mustela nivalis L.	—	+	+	+	+	+	+	+
15. Meles meles L.	—	—	+	+	+	+	+	—
III. Insectivora								
16. Erinaceus roumanicus B. Ham.	—	—	—	—	+	+	+	—
17. Sorex araneus L.	—	+	+	+	+	+	+	—
18. Sorex minutus L.	—	+	+	+	+	+	+	—
19. Crocidura leucodon Herm.	—	—	—	—	—	+	+	+
20. Crocidura suaveolens Pall.	—	—	—	—	+	+	+	+
21. Neomys fodiens L.	—	—	+	+	+	+	—?	—?
IV. Chiroptera								
22. Myotis myotis Bork.	—	—	—	+	+	+	+	—
23. Myotis mystacinus Leiss.	—	—	+	+	+	+	+	+
24. Pipistrellus kuhlii	+	—	—	—	—	—	—	—
25. Pipistrellus pipistrellus Schr.	—	—	—	—	+	+	+	—
26. Nyctalus noctula Schreb.	—	—	—	+	+	+	+	+
27. Nyctalus leisleri Kuhl.	—	—	—	+	+	+	+	+
28. Eptesicus serotinus Schreb.	—	—	—	—	—	+	+	+
29. Amblyotus taurica Ogn.	+	—	—	—	—	—	—	—
30. Vespettilio murinus L.	—	—	—	+	+	+	+	+
31. Barlastella barbastella Schreb	—	—	—	—	+	+	+	—
32. Plecotus auritus L.	—	—	—	+	+	+	+	+
33. Rhinolophus ferrumequinum Schr.	—	—	—	—	—	+	+	—
34. Rhinolophus hippossideros Bech.	—	—	—	—	—	+	+	—
	2	7	11	21	28	31	31	17

[1] Ниже истреблен.

встречающихся. По своему составу эта фауна весьма близка к фауне Центрального Казахстана.

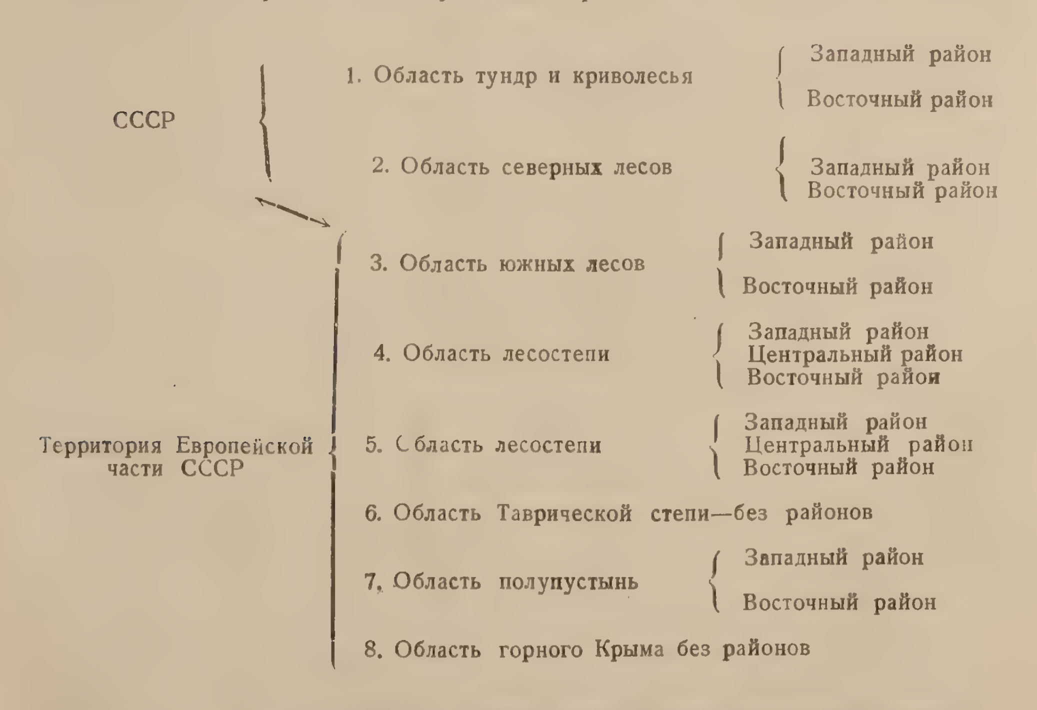
Рекой Волгой область полупустынь Прикаспия делится на два участка — Западный (Калмыцко-Дагестанский), лежащий к западу от Волги, и Восточный (Волго-Уральский), простирающийся между реками Волгой и Уралом. Для Восточного района характерный желтый суслик (Citellus fulvus Licht) и путорак (Diplomesodon pulchelum Licht.), не встречающиеся в Западном участке; зато в последнем широко распространен слепец гигантский, не переходящий, повидимому, на левый берег Волги.

VIII. Область горного Крыма

Границей, отделяющей область горного Крыма от области Таврических степей, служит синперата № 7, проходящая по северным предгорьям Крымских гор.

Характер фауны млекопитающих горной части Крымского полуострова был подробно разобран нами выше, в главе о синперате № 7. Здесь же мы приведем лишь список тех видов млекопитающих, которые были найдены в горах Крыма.

Итак, предлагаемое нами деление территории Европейской части СССР на зоогеографические области и подчиненные им районы может быть выражено следующим образом:



ГЛАВА IV. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, НАСЕЛЯЮЩИХ ЕВРОПЕЙСКУЮ ЧАСТЬ СССР

В маммологической литературе можно нередко встретить такие термины: „таежная форма“, „типично-степной вид“, „пустынное животное“ и т. п. Эти термины обычно приводятся без объяснения того, что собственно автор хотел ими выразить; они приводятся

как нечто само собой понятное. На практике же получается большая путаница, так как различные авторы под одним и тем же термином понимают различные виды. Мы предлагаем следующую схему экологической группировки видов Mammalia, встречающихся в пределах Европейской части СССР, которая должна устранить эту путаницу в употреблении указанных терминов.

I. Виды—убиквисты территории изучаемого района, обитающие в самых различных областях, районах и стациях. Таковы: волк (Canis lupus L.), лиса (Vulpes vulpes L.), горностай (Mustela erminea L.) и ласка (Mustela nivalis L.).

II. Виды тундровые, обитающие только в полосе тундр и не встречающиеся в других областях. Таковы: песец (Alopex lagopus L.), норвежский лемминг (Lemmus lemmus L.), обский лемминг (Lemmus obensis Br.) и копытный лемминг (Dicrostonyx torquatus Br.).

III. Виды тундряно-лесные, встречающиеся как в тундре, так и в лесах и поэтому населяющие области тундры, северных сплошных и южных разреженных лесов и лесные участки лесостепи. Таковы: заяц-беляк (Lepus timidus L.), крысоголовая полевка (Microtus oeconomus Pall.), пашенная полевка (Microtus agrestis L.) и возможно ряд других видов.

IV. Виды таежные, населяющие области северных сплошных и южных разреженных лесов, но не заходящие в области лесостепи. Область распространения этих видов ограничена распространением хвойных (еловых) и хвойно-лиственных, смешанных лесов. Таковы: рысь (Lynx lynx L.), летяга (Pteromys volans L.), бурундук (Eutamias asiaticus Gm.), красно-серая полевка (Evotomys rufocanus Sund) и лесной лемминг (Miopus schisocolortill).

V. Виды лесные, для обитания которых нужны лесные пространства как в северных, сплошных и южных разреженных лесах, так и в лесных островах лесостепи. Таковы: медведь (прежде) (Ursus arctos L.), лесная куница (Martes martes L.), белка (Sciurus vulgaris L.) и рыжая полевка (Evotomys glareolus Schreb.).

VI. Виды южнолесные, встречающиеся в области южных разреженных, лиственных и хвойно-лиственных лесов и лесных участков лесостепи. Таковы: полчок (Glis glis L.), садовая соня (Eliomys quercinus L.), лесная соня (Diromys nitedula Pall.), орешниковая соня (Muscardinus avelanarius Pall.), черный хорь (Putorius putorius L.) и отчасти еж европейский (Erinaceus europaeus L.).

VII. Виды полевые, существование которых тесно связано с наличием открытых пространств, будут ли это поля в лесной области, участки степи в полосе островных лесов или чистая степь. Таковы: заяц-русак (Lepus europaeus Pall.), хомяк (Cricetus cricetus L.), мышь-малютка (Mus minutus L.), обыкновенная полевка (Microtus arvalis Pall.) и отчасти мышь лесная (Mus silvaticus L.) и мышь желтогорлая (Mus flavicolis Melh.), мышь полевая (Mus agrarius L.).

VIII. Виды степные, населяющие как полосу чистой степи, так и степные участки лесостепной области. Таковы: крапчатый суслик (Citellus guttatus Pall.), рыжеватый суслик (Citellus rufescens K.-Bl.), байбак (Marmota bobak Mull.), большой тушканчик (Alactaga jaculus Pall.), слепец горный (Spalax hungaricus), степная пеструшка (Lagurus lagurus Pall.), хомячок (Cricetulus migratorius Pall.), хомячок Эверсманна (Cricetulus eversmanni Bl.), степной хорек (Putorius eversmanni Less), слепец обыкновенный (Spalaxmicrophtalmus Güld.), еж южный (Erinaceus roumanicus B. Ham) и белозубка (Crocidura suaveolens Pall.).

IX. Виды чисто степные, встречающиеся только в полосе чистой степи; некоторые из них распространены также в области по-

лупустынь. Таковы: перевязка (Vormela peregusna Güld.), южная мышевка (Sicista nordmanni Bl.), серый суслик (Citellus pygmaeus Pall.), ушастый еж (Hemiechinus auritus Gm.), белозубка (Crocidura leucodon Herm).

X. Виды полупустынные населяют полупустыни Прикаспия, некоторые из них, кроме того, встречаются в Таврических солончаковых степях. Таковы: корсак (Vulpes corsak L.), песчаный барсук (Meles arenarius Sat.), путорак (Diplomesodon pulchelum Licht.), суслик желтый (Citellus fulvus Licht.), малый тушканчик (Alactaga elater Licht.), земляной зайчик (Alactagulus acontion Pall.), емуранчик (Scirtopoda telum Licht.), тарбаганчик.) Dipus sagitta Licht.), гигантский слепец (Spalax giganteus Nehr.), слепушонка (Ellobius talpinus Pall.), полевка общественная (Microtus socialis Pall.), полуденная песчанка (Meriones tamaricinus Pall.) и гребенщиковая песчанка.

XI. Виды приводные, обитающие по берегам водоемов, лежащих в самых различных областях и районах. Таковы: выдра (Lutra lutra L.), норка (Lutreola lutreola L.), выхухоль (Desmana moschata L.), кутора (Neomys fodiens L.) и водяная крыса (Arvicola amphibius L.).

XII. Виды домовые—паразиты домов и других построек человека. Таковы: крыса черная (Epimys rattus L.), пасюк (Epimys norvegicus Erxl.) и домовая мышь (Mus musculus L.).

ЛИТЕРАТУРА

1. Каменский, Климатические обл. восточн. Европы, Ленинград, 1924. — 2. Берг, Основы климатологии, 1927. — 3. Берг, Ландшафтн. географические зоны СССР, 1931— 4. Глинка, Почвоведение, М., 1931. — 5. Докучаев, Картография русских почв, СПБ, 1871. — 6. Кеппен, Географ. распространение хвойных деревьев Европейской России, Прил. к 50 т. За исках Академии наук, № 4. — 7. Танфильев, Пределы лесов на юге России, СПБ, 1894. — 8. Буш, Ботанико-географический очерк Европейской части СССР, изд. Акад. наук, 1923 — 1933 — 1935. –9. Сукачев, Дендрология, Москва, 1934. — 10. Вульф, Историческая география растений, изд. Академии наук, 1936 г.

ON A CERTAIN REGULARITY IN THE DISTRIBUTION OF MAMMALS OVER THE EUROPEAN PART OF THE USSR

by B. A. Kuznetzoff

Summary

The study of areas inhabited by different species of mammals, belonging to the fauna of the European part of the USSR, shows that the limits of distributional regions for a number of species not unfrequently coincide with astonishing accuracy on their more or less greater extent, forming thus lines of common limits for the spread of those species. Such lines are termed synperates.

The course of separate synperates over the territory of the European part of the USSR is represented on map included in the first part of my paper, Zool. Journ., v. 15, № 1, 1936. The coincidence of those synperates with the limits of areas of various mammalian forms is demonstrated on maps.

As seen from map, synperate 1 coincides with the limits of the Forest and Tundra zone, synperate 2 extends along the northern limit of the Agricultural region (with the sowing area covering more than 1% of the territory), synperate 3 follows the limit of the Forest and Forest-steppe zones, synperate 4 passes along the limit of the Forest-steppe and Steppe zones, synperate 5 (striped) along the border of Caspian Plain

semi-deserts, synperate 6 along the limit of Ukrainian black soil feather-grass steppes and xerophytic Tauric steppes, synperate 7 over the foothills of the Crimean Mountains and synperate 8 along the limits of western and eastern types of the Siberian vast forests. All the above synperates depend, therefore, upon the present distribution of ecological conditions of the life of mammals, inhabiting the European part of the USSR. Synperates A. and B. are due to historical causes: they pass along the beds of the Volga and the Dnieper which represent an insurmountable carrier for the spread of a number of small hibernating animals.

While the limits of areas for a large majority of mammals, forming the fauna of the region described, entirely fit the synperate net-work, that of distributional regions of some species does not coincide with the lines of those synperates.

First of all, all species of bats belong to the latter. The study of the distributional regularity in different forms of *Chiroptera* has shown a quite obvious coincidence of northern limits of their areas with those lines on the map which connect points, having the same number of frosty days.

The second group of species, the limits of whose areas do not coincide with the synperate net-work, comprises various forme of *Myoxidae* and *Sylvimus flavicollis*.

The investigations of A. N. Formosoff have shown the areas of the above species to coincide with the distributional limits of broad-leaved forests in the European part of the USSR.

Certain limits of areas for a number of species of *Citellus*, non-coinciding with synperates, belong, according to the writer, to type, being dependent on the fact that different species of *Citellus* are biologically vicaring forms.

By using the mapped net-work of synperates, we shall be able to subdivide the territory of the European part of the USSR into a series of regions and districts with a similar character of their mammalian forms.

The scheme of such a subdivision is as follows:

Regions	Districts
I. The Tundra and Semi-Tundra Region.	a) Western b) Eastern
II. The Region of Northern Dense Woods.	a) Western b) Eastern.
III. The Region of Rarefied woods.	a) Western. b) Eastern.
IV. The Forest-steppe Region.	a) Western. b) Central. c) Eastern.
V. The Region of Pure Black-soil Steppe.	a) Western. b) Central. c) Eastern.
VI. The Region of Tauric xerophytic steppes.	no districts
VII. The Semi-Desert Region.	a) Western. b) Eastern.
VIII. The Region of the Mountainous Crimea.	no districts.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 1

РЕЦЕНЗИИ

Академик И. И. Шмальгаузен. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. Издание второе, исправленное и дополненное. 422 рисунка в тексте и 2 вклейки. Государственное издательство биологической и медицинской литературы. 1935 г., тираж 5 200 экз.

Книга академика И. И. Шмальгаузена „Основы сравнительной анатомии позвоночных" уже с момента появления ее первого издания чрезвычайно быстро стала в вузах вытеснять из обращения старые учебники сравнительной анатомии: Шимкевича, Кингсли и др. В настоящее время во всех вузах зоологи при прохождении курса сравнительной анатомии и зоологии позвоночных почти исключительно пользуются учебником И. И. Шмальгаузена. Новое издание во многом отличается от первого и значительно перерастает по содержанию свое скромное название.

Из двадцати основных разделов или глав, имеющихся в новом издании, 6 являются совершенно новым добавлением к прежнему курсу. Четыре новых главы: 1) „История сравнительной анатомии", 2) „Основные понятия сравнительной анатомии", 3) „Основные принципы филогенетического формообразования", 4) „Эмбриологический метод в сравнительной анатомии и вопрос в соотношении между филогенезом и онтогенезом", расположенные в начале книги, последовательно приводят читателя к пониманию задач и методов исследования современной эволюционной морфологии.

Далее следует 14 разделов, излагающих фактический материал, составлявших полностью прежде первое издание. Первый раздел рассматривает организацию хордовых животных. В последующих разделах описываются: общие покровы, скелет, мышечная система, нервная система, органы чувств, органы пищеварения, органы дыхания, органы кровообращения, полость тела, органы выделения, органы воспроизведения и, наконец, особо органы внутренней секреции. В заключение читателю предлагаются две новые главы: 1) Филогенез позвоночных и 2) Морфо-физиологические закономерности эволюции, которые являются опытом синтеза всех ранее изложенных фактов сравнительной анатомии. Отсюда естественно, что второе издание значительно расширено, по объему оно равно 47,3 печатных листа. Число рисунков в нем (422) больше чем в полтора раза превосходит число рисунков прежнего издания (266). „Основы сравнительной анатомии" ни в коей мере не являются шаблонным учебником сравнительной анатомии. Это совершенно оригинальная книга, не имеющая ничего общего ни с русскими, ни с иностранными учебниками.

Давая критическую оценку книги И. И. Шмальгаузена, мы преимущественно подходим к ней как к учебнику, предназначенному для студента-зоолога. Мы постараемся указать здесь на те неизбежные почти для всякой книги и имеющиеся и в этом втором издании недочеты с тем, чтобы их легче было избежать при выходе в свет нового издания.

Как учебник, не перегруженный излишним материалом, просто, ясно и одновременно строго научно трактующий о сложнейших вопросах эволюционной морфологии, эта книга является блестящим вкладом в учебную литературу. Особенно ценным в ней следует признать то, что перед описанием любой системы органов позвоночных животных дается четкий схематический обзор той же системы у беспозвоночных. Таким образом, читатель одновременно уясняет себе и специфические особенности строения системы органов позвоночных и то, каким образом эти специфические особенности могли вырабатываться в течение эволюции хордовых. В заключение почти каждой главы автор дает сводку основных моментов в эволюции той или другой системы органов, что для читателя весьма облегчает усвоение материала.

Особенно интересны вводные четыре главы этой книги. Невзирая на краткость изложения истории сравнительной анатомии, основные узловые моменты этой истории становятся для читателя вполне ясными.

Также четко разобраны основные понятия сравнительной анатомии: гомология со всеми ее разновидностями, аналогия, онтогенез, филогенез, дивергенция и конвергенция.

Разбирая основные принципы филогенетического формобразования, академик И. И. Шмальгаузен в прекрасной форме преподносит читателю разбор понятий диференциации и интеграции.

Далее он переходит к рассмотрению морфо-физиологических преобразований органов, где им разбираются такие принципы, как: смена функций, усиление функций, активация функций, иммобилизация частей, разделение функций. Для каждого принципа И. И. Шмальгаузеном приводится ряд показательных примеров. Жаль только, что в этом отделе остается нерассмотренным такой важный принцип, как фиксация фазы ак. А. Н. Северцова.

Последующее изложение учения о морфо-физиологическом прогрессе, регрессе, а также специализации органов легко усваивается читателем.

Далее академик И. И. Шмальгаузен разбирает труднейший и неразработанный до сих пор вопрос о корреляциях, о соотносительном развитии органов и предлагает свою классификацию корреляций.

Едва ли можно возражать против деления корреляций на физиологические (индивидуальные Платте) и филетические, поскольку мы противопоставляем понятие онтогенез понятию филогенез. Но, с другой стороны, поскольку автор, разбирая взаимоотношения между онто-и филогенезом, пользуется вслед за академиком А. Н. Северцовым понятием филэмбриогенезов, под которыми он разумеет эмбриональные изменения организма, связанные в дальнейшем с его филогенезом, казалось бы, что следует каким-либо термином (онтофилетические корреляции?) отметить в классификации корреляций ту группу физиологических корреляций, которая является базисом для филетических корреляций и тем самым является связующим звеном между собственно физиологическими корреляциями и филетическими корреляциями. Кроме того, для читателя остается совершенно непонятным положение И. И. Шмальгаузена о том, что филетические корреляции, частично базирующиеся на физиологических (индивидуальных), „могут иметь и совершенно иное происхождение". Что понимать под этим „иным происхождением", к сожалению, в дальнейшем не объясняется.

Если И. И. Шмальгаузен на стр. 65 пишет: „Поскольку взрослая форма в сущности неотделима от предшествующих стадий ее развития, мы под филогенезом всегда должны понимать исторический ряд последовательных онтогенезов (а не только ряд взрослых форм)", и если далее на стр. 66 он утверждает, что „онтогенез является базой для филогенеза", то как после этого можно представить себе возникновение „филетических корреляций каким-то „иным способом", а не из физиологических (индивидуальных) корреляций, которые могут возникать на самых различных стадиях онтогенеза? Если онтогенез есть вся индивидуальная жизнь организма от яйца до смерти и если филогенез есть сумма таких онтогенезов, то нет никаких иных возможностей для образования филетических корреляций кроме возникновения их из физиологических (индивидуальных).

Из мелких замечаний следует указать, что группа топографических координаций И. И. Шмальгаузена, судя по приведенным примерам, является сборной.

Очень кстати академик Шмальгаузен вводит главу, трактующую о таком трудном и запутанном вопросе, как „Возникновение органов и их исчезновение". На примере развития и редукции такого сложного органа, как глаз, читатель получает представление о возможности возникновения сложнейшего органа путем суммирования естественным отбором отдельных нерезких индивидуальных отклонений.

Заключительная глава, посвященная эмбриологическому методу в сравнительной анатомии и вопросу о соотношениях между филогенезом и онтогенезом, написана ясно и просто. Здесь кратко, но вполне достаточно разбирается современное положение учения об основном биогенетическом законе. Красиво звучит и основной вывод этой главы о том, что „рекапитуляция есть выражение целостности развивающегося организма".

Что касается самого распределения материала в описательной части книги, то нужно сказать, как это отмечает и сам автор в своем предисловии, что не все системы представлены здесь одинаково подробно. Особое внимание автор уделяет скелету как системе органов, наиболее ясно иллюстрирующей эволюцию позвоночных вообще и отдельных классов и групп в частности. Это увлечение автора скелетом при современных успехах палеонтологии вполне понятно. Вероятно, благодаря этому глава о скелете является одной из лучших глав всей книги. Зато некоторые системы, хотя, быть может, и менее показательные в эволюционном отношении, но, тем не менее, чрезвычайно важные для понимания строения отдельных групп позвоночных, описаны автором значительно более кратко. И здесь можно надеяться на некоторые дополнения в последующем издании.

Нужно также сделать упрек издательству и корректорам за небрежное выполнение обозначений на рисунках и частично и за выполнение самих рисунков. Если сопоставить между собой рисунки первого издания и второго, то в целом рисунки старого издания превосходят по выполнению рисунки нового. Во-первых, это касается их формата, что стоит в связи, конечно, со своеобразным форматом книги. В новом издании почти все рисунки в полтора раза мельче, чем в старом. В тех случаях, когда на них изображено много мелких деталей, рассмотрение последних весьма затрудняется. Отдельные рисунки просто смазаны, например рис., 34, 42, 282.

На некоторых рисунках имеются обозначения, которые ни в тексте, ни в объяснении под рисунками не оговорены. Такие обозначения или следует расшифровать или убрать с клише, чтобы не путать читателя.

На рис. 10 пропущена буква „n", обозначающая мозг, на рис. 12 не отмечен в тексте первый нерв, на рис. 13 и 15 не обозначены cirri anteriores, рис. 14 непонятен вообще, в обозначениях на рис. 22 вместо „vert" написано „vcrt", на рис 23 поставлено „ahy", не объясненное в тексте, обозначения „an" и „ah" не соединены пунктиром с дугами позвонков, неверно обозначена обонятельная капсула, на рис. 24 вместо „il" стоит неопределенный знак n. на рис. 26 вместо с. в. и с р. мы читаем ов и ф., на рис. 27 вместо а. сое.—а. сос, на рис. 8 вместо а. р. что-то непонятное в роде „ав", на рис. 35 ent и ect не объяснены в тексте под рисунком, на рис. 38 pr не соединено с органом, на рис. 39 ax и ps, обозначающие осевую и перистомальную мезодерму, показаны на одну и ту же мезодерму, на рис. 40 вместо coel—Cocl, на рис. 41 ent не обозначено, на рис. 42 нет обозначения, S—сероза и „am" на нижнем правом объекте и т. д. Мы приводим лишь частично список опечаток неисправленных вовсе. Во втором издании опечаток значительно больше, чем в первом.

Перейдем теперь к разбору следующих глав книги.

Отдел, разбирающий „организацию хордовых животных", написан достаточно подробно и ярко.

В главе о покровах, написанной несколько конспективно, слишком суммарно преподнесены покровы круглоротых и рыб, с одной стороны, и всех наземных позвоночных—с другой. К сожалению, в этой главе нет рисунков чешуй Polypterus и Lepidosiren. С этими чешуями особенно часто приходится сталкиваться учащемуся. Особенности строения чешуи Amia не указаны. Нет реальных рисунков строения кожи пресмыкающихся. Вопрос об их линьке совершенно не разбирается.

В целом, читая главу о скелете, испытываешь полное удовлетворение, так мастерски она написана. Особенно интересно и полно изложен череп и конечности. Но наряду с этим в этой же главе есть и такие места, с которыми нельзя согласиться. Так, в отделе осевого скелета эволюция позвоночника изложена под большим влиянием палеонтологов вообще и Gadow'a в частности. Совершенно не приняты во внимание данные по этому вопросу ни учеников школы Mac Bride, ни данные С. В. Емельянова, ни, наконец, общая сводка 1932 г. о позвонках, сделанная самим Mac Bride'ом. Из этих данных совершенно ясно, что тела и дуги позвонков во всех классах позвоночных возникают независимо друг от друга. Поэтому, когда И. И. Шмальгаузен описывает историю образования тел позвонков из различных дуг, по отдельным классам, следуя в этом за палеонтологами, ему приходится возражать, так как данные сравнительной анатомии и особенно сравнительной эмбриологии совершенно противоречат этой теории.

Педагогически неудобно, что при описании ребер Amniota не указано, какие это ребра — верхние или нижние. Об этом говорится только в самой заключительной части главы, где излагаются важнейшие факты и положения по морфологии скелета, и то вскользь.

Данные С. В. Емельянова о принципиальном отличии верхних ребер от нижних, а также его указания о морфологическом значении „мускульных косточек" автором совершенно не используются. Описание грудинного аппарата Anura столь кратко, что остается неясным, какие же элементы здесь есть и чему они гомологичны. Этот пробел описания необходимо заполнить, так как скелет лягушки постоянно служит предметом изучения студента.

Почему-то, давая схему описания Chiridium, И. И. Шмальгаузен выбрасывает понятие „metapodium", которое широко употребляется.

Изложение эволюции мышечной системы, обычно учебниками игнорируемое, хотя и в очень краткой и схематической форме, нужно весьма приветствовать. Правда, краткость изложения не дает возможности остановиться автору на целом ряде существенных моментов в эволюции мышечной системы. Так, например, вся характеристика мускулатуры птиц сводится к следующему: „у птиц сильно развиваются мышцы передней конечности и в особенности колоссальная грудная мышца, которая является главной летательной мышцей". Конечно, к этому определению необходимо многое прибавить. Далее из-за той же краткости изложения у читателя получается впечатление, что только у Mammalia m. trapezius начинает разрастаться и диференцируется на собственно trapezius S. cucullaris и m. Sterno-cleido-mastoideus. На самом же деле оба эти явления уже известны для рептилий, описание мускулатуры которых в учебнике совсем опущено. Нельзя согласиться с автором в том, что у млекопитающих „каракоидно-плечевая мышца" с редукцией каракоида переносит место своего отхождения на лопатку, образуя m.m. supraspinati и infraspinati (?). Последние, несомненно, производные m. dorsalis scapula. Едва ли мы также имеем право поставить знак равенства между m. coracoradialis и m. biceps, поскольку первый включает в себе, несомненно, элементы не только m. biceps, но и m. coracobrachialis. Сведение m. anconeus в синонимику с m. quadriceps, очевидно, основано на описке (m. quadriceps вместо m. triceps).

С и с т е м а о р г а н о в в ы д е л е н и я и в о с п р о и з в е д е н и я автором изложена чрезвычайно ясно, просто и легко усваивается читателем. Из недостатков изложения следует отметить: 1) описание полового аппарата хрящевых и костных ганоидов сделано слишком суммарно и по-старинке. Поэтому рис. 338 А, заимствованный

из Гудрича и изображающий схему мочеполового аппарата самца „хрящевого ганоида“ (то же у Amia и Lepidosteus), не отвечает своему назначению. Он дает понятие о строении мочеполового аппарата только костных ганоидов и не применим к хрящевым. Желательно было бы в дальнейшем дать рисунок и более подробное описание полового аппарата хрящевых ганоидов, поскольку их мочеполовая система, нигде в учебниках не описанная, нам теперь хорошо известна после работ Машковцева. При своей практической работе студент постоянно нуждается в хорошем описании мочеполового аппарата осетровых.

Система органов дыхания изложена автором весьма четко, но местами несколько кратко. Несомненно, следовало бы более подробно остановиться на описании Syrinx птиц и дать хотя бы один рисунок этого аппарата. Несколько путает читателя рис. 29?, где изображены горизонтальные разрезы через голову акулы и костистой рыбы, так как в объяснении под рисунком не указано, где акула и где костистая рыба.

Пищеварительная система в целом преподносится автором хотя и сжато, но весьма насыщенно не только одним анатомическим материалом, но и элементами физиологии. Весьма интересно и убедительно дается анализ функции плавательного пузыря. Из замечаний по этому отделу упомяну: 1) едва ли после работы В. А. Теряева следует говорить о „постоянном (точнее продолжительном росте)“ гипселодонтных зубов; 2) желательно было бы дать больше материала по строению желудка млекопитающих, особенно жвачных и китообразных.

Нервная система и органы чувств представлены автором в виде весьма пространного (138 стр.) и очень интересного очерка. Развитие и строение центральной и периферической нервной системы изложено необычайно последовательно, четко и удобно для усвоения. Несколько труднее, а в одном-двух местах и не очень ясно изложена филогения нервной системы. Часто студентам остается непонятной эволюция нервной системы у кишечно-полостных и образование первичной рефлекторной дуги. Всегда вызывает недоразумение описание свертывания в трубку чувствующей пластинки хордовых (стр. 385) и перемещение на ее наружную поверхность нервного сплетения, лежавшего до свертывания чувствующей пластинки под нею. Далее следовало бы несколько подробнее осветить строение среднего мозга костистых рыб и дать анализ того, что представляет собой так называемое „четверохолмие“ птиц по сравнению с четверохолмием млекопитающих, следовало бы остановиться и на том, что собой представляет commissura optica птиц. В главе органов чувств следует отметить необычайную краткость описания некоторых частностей. Так, особенности внутреннего уха Cyclostomata совершенно не разобраны. Нет даже рисунка птичьего глаза и т. д.

Кровеносная система, изложенная весьма просто, в некоторых местах страдает от своей краткости. Очень кратко изложены, например, вены. В сердце млекопитающих не упомянуты сердечные ушки (auriculae).

Описание истории развития эндокринных органов вынесено в отдельную главу. При прохождении общего курса сравнительной анатомии бо́льших подробностей, чем здесь изложено, студенту и не требуется.

Отдел книги, посвященный „Филогении позвоночных“, написан автором особенно ярко и богато насыщен материалом. В вводной главе этого отдела „Эволюция многоклеточных организмов“ читатель получает ясную и полную картину общего хода эволюции Metazoa. Поскольку ни один учебник не разбирает вопроса о филогенезе позвоночных, то настоящий отдел книги приобретает совершенно исключительное значение как незаменимое пособие на русском языке не только для учащегося, но и для педагога.

Если говорить о некоторых недочетах этого отдела, то в основном как и при изложении скелета, они проистекают из слишком большого доверия со стороны автора к современным господствующим палеонтологическим теориям. Авторы этих теорий, делавшие поистине замечательные открытия, к сожалению, весьма мало считаются с данными сравнительной анатомии и эмбриологии. Может быть, признаки специализации ланцетника удобнее было бы разобрать в главе „Происхождение позвоночных“, где о них не упоминается, чем в главе „Бесчелюстные позвоночные“. В этой же главе автор, может быть, слишком подчеркивает регрессивные признаки современных Cyclostomata и принимает для сравнительных анатомов не очень-то вероятное предположение о редукции у Cyclostomata кожного скелета. Еще более невероятным следует признать мнение некоторых палеонтологов о первично-сплошном окостенении черепной коробки рыб и о ее вторичном распадении на отдельные кости, мнение, к которому склоняется И. И. Шмальгаузен.

Далее приходится возразить автору в том месте, где он пишет: „у других стегоцефалов вставочные элементы (pleurocentra) редуцировались и образовались цельные позвонки путем срастания вокруг хорды верхних дуг с нижними (hypocentra). Этот же тип позвонков перешел и к современным амфибиям (?)“. Мы знаем, что позвонки современных амфибий так не образуются.

В главе эволюции млекопитающих Triconodontidae принимаются за примитивных сумчатых. Может быть, небезынтересно было бы привести здесь и данные Симпсона, который по отсутствию у этих форм processus angularis нижней челюсти выделяет их в совершенно самостоятельную группу млекопитающих. Может быть, даже правильнее

было бы тупайю (Tupaja), согласно новейшим данным, перевести из насекомоядных в приматы. Давая обзор эволюции отрядов млекопитающих, следовало бы сказать два слова о разделении в течение эволюции грызунов на Duplicidentata и Symplicidenta и хотя бы кратко осветить эволюцию неполнозубых. Эволюция копытных, как это и оговорено самим автором, изложена значительно более кратко, чем других групп. Вымершие группы копытных совершенно не рассмотрены.

Если введение в учебник такого отдела, как „филогенез позвоночных", может быть расценено как целое событие, то тем более такая оценка может быть применена к заключительному отделу, озаглавленному „Морфо-физиологическая закономерность эволюции". Здесь читатель знакомится с такими основными понятиями как приспособление, прогресс и регресс, ароморфоз, адаптация, дивергенция, конвергенция и параллелизм, монофилия, полифилия, направленность эволюции, неограниченность эволюции, вымирание и необратимость эволюции.

Из этого краткого перечня видно, сколь богат по содержанию заключительный отдел книги. Определение вышеперечисленных понятий, где это возможно, сделано четко и ясно.

Несколько труднее обстоит дело с практическим применением таких понятий, которые не так-то легко поддаются точному определению. Например едва ли можно согласиться с акад. Шмальгаузеном в том, что амфибии возникли из кистеперых рыб не путем ароморфоза, и почему в таком случае псевдозухи появились среди рептилий путем ароморфоза. В чем заключается этот ароморфоз?

Спорными следует считать и примеры, приведенные для иллюстрации понятий параллелизма и конвергенции. Непонятно, почему сходство в развитии кровеносной системы у двоякодышащих и у амфибий, а также возникновение приспособлений к полету у птеродактилей и рамфиринков следует считать за параллелизм, в то время как сходство между двумя черепахами Chelone и Sphargis—за конвергенцию. Едва ли родственные связи между двоякодышащими и амфибиями глубже, чем между черепахами Chelone и Sphargis.

К книге приложен хотя и не исчерпывающий, но достаточно полный список литературы по общим и частным вопросам сравнительной анатомии.

Подводя итоги всему написанному о книге И. И. Шмальгаузена „Основы сравнительной анатомии", можно сказать, что в целом это прекрасная и незаменимая книга для студента-зоолога. Разбор направления, метода, целей и основных понятий эволюционной морфологии, подробный разбор филогенеза позвоночных, при описании эволюции той или другой системы органов позвоночных, постоянное проведение сравнения этой системы с таковой же беспозвоночных—все это ставит книгу Шмальгаузена среди прежних руководств весьма высоко.

Основные минусы книги сводятся: 1) к неравномерному распределению излагаемого материала по отдельным системам органов, 2) к неиспользованию в отдельных главах новейшей морфологической литературы и в связи с этим, быть может, некоторая переоценка господствующих палеонтологических теорий. Издательству следует поставить в упрек: 1) неудачный формат книги, уменьшивший размер рисунков по сравнению с первым изданием, 2) обилие недочетов в исполнении рисунков и 3) значительное количество неисправленных опечаток.

Хочется надеяться, что третье издание „Основ сравнительной анатомии" не заставит себя долго ждать и выйдет в свет без указанных недочетов.

А. Н. Дружинин

А. С. Мончадский. Личинки комаров (сем. Culicidae) СССР и сопредельных стран. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук, № 24, 1936, 383 стр., 62 рис., тираж 2 200 экз., цена 14 руб.

В соответствии с громадным значением малярии как социальной болезни борьба с ней развертывается за последние годы в Советском союзе все шире и шире; достаточно сказать, что в настоящее время на территории СССР действует свыше 2 000 противомалярийных учреждений, проводящих борьбу с малярией и комарами и организующих для этой борьбы огромные массы населения. Между тем мы знаем, что никакая работа ни в одной области прикладной зоологии не может успешно развиваться без твердой базы хорошо разработанной систематики. Поэтому выход рассматриваемой книги надо приветствовать как событие в медицинской энтомологии. Действительно, единственным до сих пор определителем комаров на русском языке являлись „Кровь сосущие комары СССР и сопредельных стран" А. А. Штакельберга (1927)—книга, сыгравшая огромную роль в развитии наших знаний о комарах СССР, и переиздание которой является насущно необходимым: она давно является библиографической редкостью. Диференцировка наших знаний и большое значение водных фаз развития комаров повели к тому, что Зоологический институт Академии наук счел необходимым отдельно выпустить определитель личинок, который и был составлен А. С. Мончадским.

Определитель содержит 115 видов и форм личинок сем. Culicidae; включены все виды Палеарктической области, для которых известны личинки. При этом автором были переисследованы едва ли не все виды, водящиеся на территории СССР, в силу

чего как описания видов, так и определительные таблицы носят характер оригинального исследования; оригинальными является и большинство рисунков. Таким образом, книга представляет не просто хороший определитель, но и определенный шаг вперед в систематике комаров.

Кроме собственно определителя, автор дал общую часть с подробным изложением морфологии личинок и кратким очерком их физиологии, экологии и методики определения. Отдельная глава посвящена общему направлению эволюции в сем. Culicidae.

А. С. Мончадский и прежде много и плодотворно работал по морфологии личинок Culicidae: им впервые произведено подробное сравнительное изучение стигмального аппарата, многое сделано по изучению ротовых органов, по закономерностям процесса роста. Таким образом, изложение морфологии, в особенности наружной, в настоящей книге сделано с глубоким знанием и настоящим мастерством. При этом срав ительноанатомическая точка зрения непрерывно переплетается со сравнительно-экологической: автор связывает строение всех отдельных органов и аппаратов со способами передвижения и прежде всего со способами питания личинок, причем ему удается установить целый ряд корреляций, до сих пор ускользавших. Интересные и новые данные имеются и в отношении внутренней анатомии; я особенно отметил бы данные о строении и функции пищеварительного аппарата подсем. Chaoborinae. Впрочем, как раз в трактовке физиологических проблем согласиться с автором можно далеко не всегда; это касается функции анальных жабер, роли мускулатуры средней кишки и некоторых других вопросов.

Значительный интерес представляет глава об „основном направлени эволюции личинок и его связи с эволюцией комаров", или, иначе говоря, о соотношениях между системой личинок и системой взрослых. При резкой разнице в строении и образе жизни личинок и imago известная степень независимости между признаками тех и других естественна; чем, однако, обусловлено единство системы сем. Culicidae, охватывающей признаки видов, взятых в целом? На этот теоретически важный вопрос автор отвечает анализом корреляций, существующих между основными, наиболее влиятельными признаками личинок и imago. Важнейшая из них относится к способу питания; тогда как примитивное подсем. Dixinae является растительноядным и во взрослом и в личиночном состоянии; подсем. Chaoborinae, сохраняя первичный тип питания imago, перешло к хищничеству в личиночном состоянии; тогда как подсем. Culicinae, сохраняя первичный тип питания личинки, перешло к кровососанию во взрослом состоянии. Дальнейшая диференцировка личинок Culicinae шла в направлении специализации способов питания (фильтраторы нейстические и планктические, обскребыватели); при этом некоторые группы (Megarrhinini и др.) в свою очередь перешли к хищному образу жизни, и в то же время взрослые формы этих групп утратили кровососание. Таким образом, внутри семейства (за исключением Dixinae) существует резко выраженная корреляция между способами питания личинки и imago: либо на одной, либо на другой из этих фаз комар питается животной пищей, но не на обеих, а так как способ питания резко отражается на всем строении личинки и взрослого, указанная корреляция обусловливает единство систем Culicinae. Интересно, что та же корреляция проявляется у некоторых комаров и в их индивидуальной жизни; так, при выкармливании личинок Culex pipiens животной пищей получаются самки, способные откладывать яйца без приема крови (De Boissezon).

Другой ряд приспособлений, трактуемый автором как одна из основных тенденций в развитии личинок Culicidae,—это постепенный уход их в воду, от еще земноводной, Dixa, через нейстических и еще способных к ползанию Anopheles, через ведущих погруженный образ жизни, но еще дышащих на поверхности Culex, Aedes и пр., к чисто подводным Mansonia и другим конечным формам; сходные ряды имеются и в подсем. Chaoborinae. Таким образом, удается дать наглядную иллюстрацию положения о вторичности водного образа жизни личинок двукрылых.

Единственное, о чем можно пожелать по поводу книги А. С. Мончадского,—это ограниченность ее тиража: совершенно очевидно, что издание разойдется в кратчайший срок, далеко не удовлетворив потребности.

В. Н. Беклемишев

Кожов М. М. Моллюски озера Байкала. Систематика. распределение, экология, некоторые данные по генезису и истории. Труды Байкальской лимнологической станции, VIII, 1936, стр. 1—343, Табл. рис. I—XIII.

Очередной (VIII) выпуск «Трудов Байкальской станции посвящен целиком работе М. Кожова, „Моллюски озера Байкала".

Работа М. Кожова представляет собой капитальный труд в области малакологии, дающий исчерпывающие сведения по фауне моллюсков Байкала. Явившись результатом многолетних исследований на Байкале, обработки обширнейших материалов и изучения обширной литературы, работа в основном касается вопросов систематики и распространения моллюсков. Представляя, несомненно, громадную ценность для специалистов-систематиков и фаунистов-малакологов, работа, однако, едва ли может претендовать на более широкий и общий интерес.

Книга разбита на две части—систематическую и общую, из которых первая, составляющая $^2/_3$ объема (200 стр.), посвящена чрезвычайно подробному систематическому обзору байкальских моллюсков и содержит определительные таблицы. Автор описывает 5 новых видов и 22 разновидности, и, произведя ревизию описывавшихся до сих пор байкальских моллюсков, вводит ряд изменений и исправлений.

Общая часть подразделяется на две главы: 1. Распределение и экология фауны моллюсков Байкала II. К вопросу об истории эндемичной фауны Байкала.

Одним из основных положений, выдвигаемых автором в I главе, является наличие в Байкале представителей, с одной стороны, фауны общесибирской, а с другой—фауны эндемичной, байкальской. Как известно, этот взгляд не является новым и был уже высказан Г. Ю. Верещагиным в его последней работе, посвященной фауне Байкала (1935). Сам по себе факт существования в Байкале представителей двух разных форм как по данным, приведенным в статье Г. Ю. Верещагина, так и по данным работы М. М. Кожова, повидимому, может считаться установленным. Но когда делаются попытки объяснения этого факта, то встречается ряд пока непреодолимых затруднений. Первая попытка—это допущение таких условий среды в Байкале, которые не дают возможности распространиться здесь представителям сибирской фауны, ограниченной только мелководными частями, преимущественно в заливах, сорах и т. ц. Приведенные у автора (стр. 215) таблицы сопоставления факторов среды (температура, кислород, окисляемость, кальций, жесткость, кремний) очень мало убедительны. Попытка привлечь к объяснению фаунистической загадки Байкала „тяжелую“ воду явно неудачна, так как, во-первых, никем не доказано, что этот фактор может как-то влиять на распространение организмов, а, во-вторых, эндемичная фауна моллюсков сосредоточена в Байкале на сравнительно мелководных участках, где не приходится говорить о присутствии „тяжелой воды.

Рассматривая вопрос о горизонтальном распределении фауны моллюсков Байкала, автор строит целую систему зоогеографических подразделений—провинций, округов и т. д. Не совсем понятно, почему различиям в составе фауны Байкала в разных его частях автор придает зоогеографическое значение. Если он это делает по отношению к горизонтальному распределению, различая северную и южную зоогеографические провинции, то почему не различать мелководную и глубоководную зоогеографические провинции. Нам кажется, что едва ли правильно в пределах одного водоема говорить о зоогеографических подразделениях.

Признавая сам по себе факт существования различий в составе малакофауны между северным и южным Байкалом, нам кажется, что попытки автора объяснить этот факт не совсем удачны. Да и сам автор, повидимому, не считает их удовлетворительными и обращается за помощью к отдаленным геологическим эпохам. Нам кажется, что если допустить разное происхождение для фауны северного и южного Байкала и допустить значительную роль изолирующих факторов, то все же древность фауны Байкала достаточно велика, чтобы сгладились все различия фаунистического состава разных частей, притом, конечно, что не имеется экологических факторов, обусловливающих различие. Мы позволим себе обратить внимание автора на один факт, о котором он упоминает вскользь: все формы, свойственные южному Байкалу, обладают менее развитой скульптурой раковинки, меньшей ребристостью, волосатостью и меньшими размерами. То, что все эти признаки одного, в сущности, порядка являются общими для целого ряда видов, показывает, что следует искать одной какой-то общей причины. Нам кажется, что эта причина будет найдена среди физико-химических особенностей южного и северного Байкала.

С большой подробностью автор останавливается на вопросе о вертикальном (глубинном) распределении моллюсков и дает в этом отношении исчерпывающе полную картину. В основу глубинного распределения положена установленная самим автором схема зональности, содержащая четыре глубинных зоны. Не совсем понятно, почему автор не придерживался общепринятой для морей и озер схемы вертикального расчленения с делением на литораль, сублитораль и профундаль (а также и более дробные деления). Даже если эта схема почему-либо казалась автору неудобной, то не мешало бы установить какое-то соответствие между зонами автора и этой общепринятой схемой.

Говоря о глубинном распределении моллюсков, автор приводит ряд количественных данных, счетных и весовых, определяя биомассу моллюсков. Весьма существенным недостатком является полное отсутствие данных о методике сбора и обработке количественного материала. Этот недостаток тем более ощутим, что автором использовались материалы разных экспедиций и учреждений, причем материал мог собираться разными методами и, таким образом, оказаться совершенно несравнимым.

Глава II в первых двух своих частях содержит анализ распространения фауны моллюсков байкальского типа вне Байкала и сопоставление байкальской фауны с некоторыми современными фаунами других водоемов, а также анализ отношения байкальской эндемичной малакофауны к ископаемым фаунам. Этот анализ, выполненный с большой тщательностью и подробностью, несколько тяжеловесен и утомителен, тем более что, в конце концов, он, повидимому, не дает оснований для сколько-нибудь значительных и новых выводов.

Третья часть II главы посвящена рассуждениям о происхождении фаун Байкала, Охриды и Каспия, которые автор считает аналогами. В целом эти рассуждения достаточно банальны и беспочвенны. Речь идет о морских трансгрессиях, о высыхании и вновь наполнении водой каких-то гипотетических водоемов, о развитии и вымирании каких-то фаун и т. д.

Выводы автора могут быть разбиты на две группы: одну группу составляет первый вывод, содержащий нечто положительное, но, к сожалению, не совсем новое, а именно: фауна Байкала отличается древностью и самобытностью. Другую группу составляют все остальные выводы, которые правильно было бы назвать предположениями, так как они пестрят такими выражениями, как „повидимому", „можно предположить", „вероятно", „как будто", „можно допустить" и т. д. По содержанию эти „выводы" представляют собой необоснованные, а главное, неоднократно уже высказывавшиеся рассуждения о происхождении байкальской фауны.

В целом о книге можно сказать, что она представляет ценность в своей систематической части и в части фактического материала по распределению моллюсков в Байкале, причем ценность эта ограничена узко специализированным кругом затронутых вопросов.

Л. Л. Россолимо

Д. Н. Кашкаров и Е. П. Коровин. Жизнь пустыни. Введение в экологию и освоение пустынь, 250 стр., 82 рис., Биомедгиз, М.—Л., 1936.

Книга Д. Н. Кашкарова, в которой лишь одна глава „Растительный мир пустыни" принадлежит ботанику Е. П. Коровину, ставит себе задачей в популярной форме познакомить читателя с биоценозом наших пустынь и возможностью его хозяйственного использования. До сих пор на русском языке не было книг, характеризующихся комплексным подходом к пониманию жизни в пустыни как с точки зрения специфических условий существования, так и с точки зрения приспособления жизненных форм к этим условиям.

Авторы книги и в первую очередь основной из них, проф. Д. Н. Кашкаров, весьма серьезно подошли к поставленной задаче. Использована как отечественная литература, так и основная иностранная, преимущественно американская. Помимо этого, оба автора собрали большой оригинальный материал по пустыням Средней Азии, который в значительной степени использован при написании книги.

Книга представляет собой отрадное явление среди нашей немногочисленной научно-популярной литературы и, несомненно, будет широко использована всеми интересующимися полевой биологией, в частности экологическим подходом к изучению животных и растительных сообществ.

Фауне пустыни посвящены главы V, VI, VII, VIII, IX и X.

Глава V является вводной к зоологической части книги. Здесь автор делает попытку характеризовать адаптацию организмов и среды. Мне думается, что определения автора адаптивности надо считать построенными на принципе порочного круга, когда он пишет, что „не каждое место может служить для обитания данного организма. В нем должны быть налицо те условия, которые можно назвать условиями существования данного организма" (стр. 120). Необходимо было бы более обстоятельно развить точку зрения на экологическую пластичность видов. Точно так же не дано объяснения понятию пластичности, когда автор пишет: „Между особями одного вида существуют большие различия, кроме других признаков, и в пластичности" (стр. 121).

Глава VI посвящена роли температуры в жизни животных пустыни. Здесь надо отметить несколько невыдержанное распределение материала, а именно один и тот же вопрос о том, что насекомые спасаются от жары на поверхности почвы тем, что взлетают с нее, обсуждается дважды: и на стр. 136, и на стр. 143. На стр. 139 автор сообщает о противоречиях между взглядами Бэкстана и Стрельникова на регуляцию температуры тела у насекомых, не вдаваясь в подробности этого вопроса и не высказывая своей точки зрения. Это же он делает при приведении противоречащих друг другу данных Парнасса и Галля (стр. 162).

В главе VII, рассматривая вопрос о роли воды в жизни животных пустыни, автор сообщает, что жидкость в желудке верблюда является не питьевой, а пищеварительной водой. Необходимо было бы расшифровать этот термин, сообщив, что под ним понимается вода, извлеченная из пищи, содержащей влагу. Интересные графики на рис. 55 обесцениваются тем, что на них нанесено 8 кривых, обозначающих изменения различных явлений, тогда как на оси ординат имеется только шкала в градусах и граммах, что, понятно, не может относиться ко всем кривым.

Вопрос о покровительственной окраске животных пустыни выделен в особую главу IX, хотя глава VIII носит такое заглавие, что можно было бы к ней отнести и покровительственную окраску. Говоря об адаптивных признаках в строении животных пустыни, автор ограничивает себя, к сожалению, только позвоночными, тогда как среди насекомых (муравьи) имеются замечательные примеры развития опушения тела щетинками в связи с жизнью в песках. В главе о защитной окраске Д. Н. Кашкаров, приводя данные Мэк Эти, развенчивающие теорию покровительствующей окраски, сообщает об авторах, критикующих эти взгляды, но подробнее об этой критике ничего не гово-

рит и, таким образом, оставляет читателя в недоумении как относительно положения этого вопроса в науке, так и относительно своего взгляда на этот весьма важный с точки зрения дарвинизма вопрос.

Перехожу к главе X „Жаркая пустыня в целом (как комплекс)". Название главы по-моему не вполне удачно. Было бы точнее сказать „Организмы пустыни как биоценоз". Отмечу бросающееся в глаза противоречие на стр. 190: в строчке 29 автор пишет об условиях пустыни Бетбак-Дала, которые создают крайнюю бедность и монотонность жизни, тогда как 12 строчками ниже в этой же пустыне оказывается „несметное количество особей" тушканчиков.

На рис. 62 изображена схема пищевых взаимоотношений в биоценозе пустыни. При рассмотрении ее оказывается, что сычи и верблюды употребляют в пищу человека. Пустельга помечена в схеме дважды.

Необходимо указать ряд стилистических и терминологических небрежностей. Например, мексиканский заяц назван почему-то прыгающим зайцем (стр. 156); конденсационная вода — водой конденсированной (стр. 160). Нехорошо звучат также выражения: „наполовину полный желудок" (стр. 156) и „погружение в вертикальном направлении" (на стр. 171), как будто можно погружать в горизонтальном направлении.

Отмеченные мною недостатки сильно портят впечатление, получаемое при чтении книги.

Внешность книги, бумага и оформление рисунков, из которых почти все оригинальные, вполне удовлетворительны, за исключением нескольких не вполне удачных фотографий.

В. В. Алпатов

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,
Институт зоологии МГУ. Тел. 1-57-21

По вопросам подписки и доставки обращаться по адресу: Москва, Орликов пер., 3
Дом книги, БИОМЕДГИЗ

Цена 5 руб.